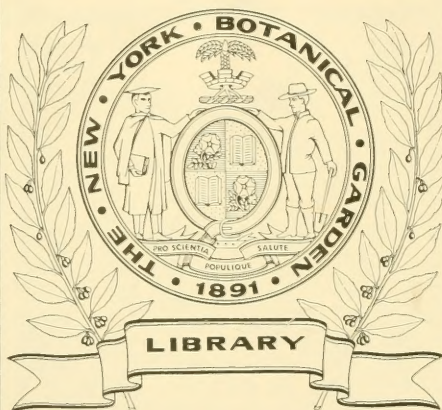
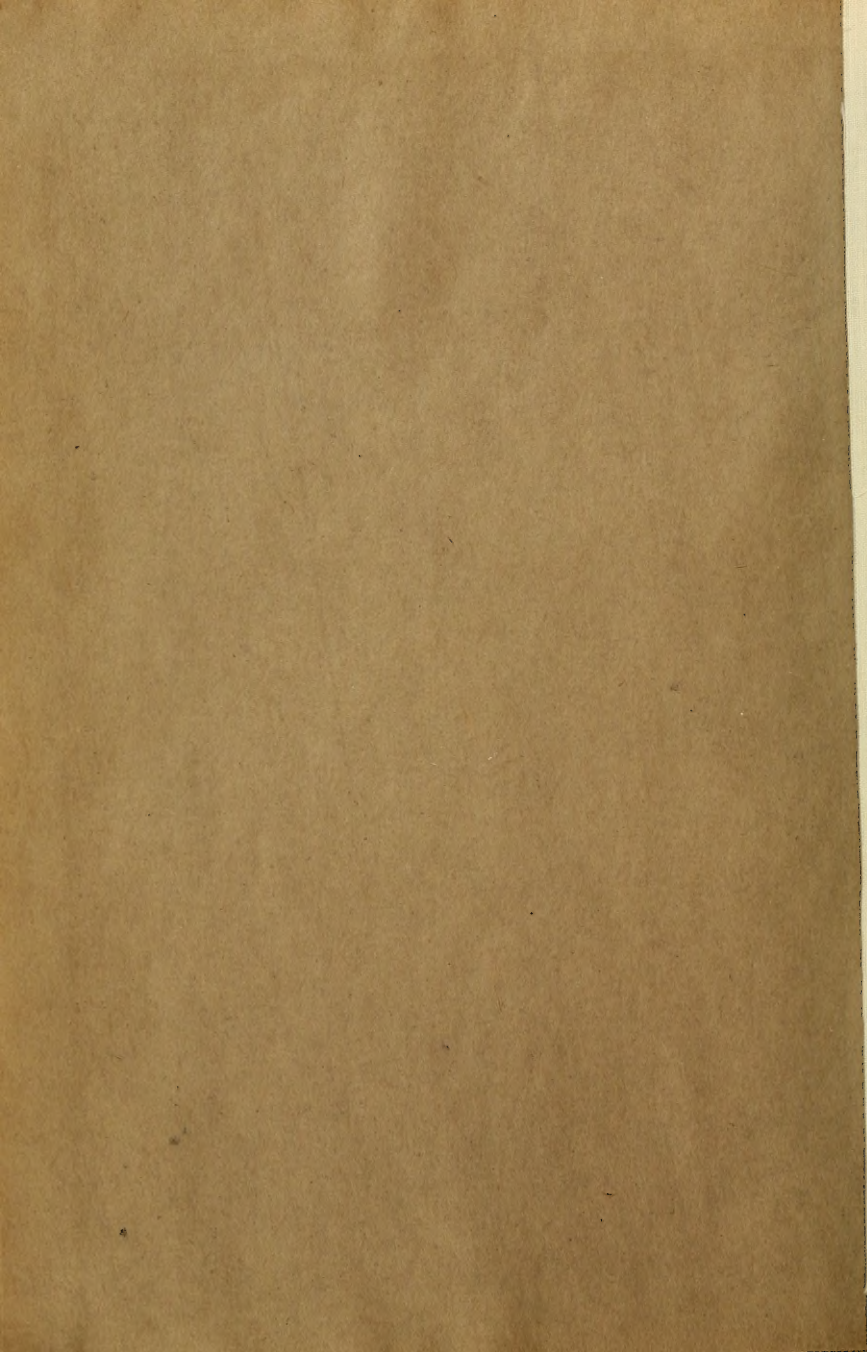


XM
.03

vol. 30
1922-1923





580.5
734

ZEITSCHRIFT

FÜR

INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-

UND

VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

IN VERBINDUNG MIT

H. NACHTSHEIM-BERLIN (REF. ZOOL.), **E. SCHIEMANN**-BERLIN (NEUE LITER.),
G. STEINMANN-BONN (REF. PAL., NEUE LITER. PAL.),
F. v. WETTSTEIN-BERLIN (REF. BOTANIK)

XXX. Band

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

LEIPZIG

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1923

Alle Rechte vorbehalten

Druck von E. Buchbinder (H. Duske), Neuruppin
Made in Germany

Inhalt

I. Abhandlungen

Mit Titelbild Mendel

	Seite
Hoff, August, Zur Variabilität von <i>Arianta</i> (<i>Helix</i>) <i>arbustorum</i> Leach . . .	99—129
Ladebeck, Ernst, Die Farben einiger Hühnerrassen	1—62
Philipschenko, Jur., Studien über Variabilität. 3. Über die Variabilität der Collembolen	145—162
Pia, Julius, Einige Ergebnisse neuerer Untersuchungen über die Geschichte der Siphoneae verticillatae. (Mit Tafel 1)	63—98
Schrader, Franz, The sex ratio and oogenesis of <i>Pseudococcus citri</i> . (Plate 2—5)	163—182

II. Kleinere Mitteilungen

Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft, Bericht über die zweite Jahresversammlung in Wien (25.—27. September 1922) — Mitglieds- beitrag — Neue Mitglieder — Dritte Jahresversammlung	257—331
Haecker, V., Ziehen, Th., An die Leser der Zeitschrift für induktive Ab- stammungslehre und an die Mitglieder der deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft	255
Stackelberg, Ed. v., Die Grundformel der regelmäßigen Idiophorie	130—137

III. Sammelreferat

Hertwig, Paula, Der bisherige Stand der erbanalytischen Untersuchungen an Hühnern	183—254
--	---------

IV. Referate

Fuchs, W., Psychiatrisch-erbblologische Korrelationsphänomenologie (Kahn)	139
Hoffmann, H., Die individuelle Entwicklungskurve des Menschen (Bauer)	256
Kostitch, A., Action de l'alcool sur les cellules séminales (Bluhm) . . .	336
Kretschmer, Ernst, Körperbau und Charakter. Untersuchungen zum Kon- stitutionsproblem und zur Lehre von den Temperamenten (Kahn) . .	139
Plate, L., Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre (Alverdes) . . .	138
Tischler, G., Allgemeine Pflanzenkaryologie (Bělář)	332
Wuth, Otto, Untersuchungen über die körperlichen Störungen bei Geistes- kranken (Kahn)	256

BAND XXX. HEFT 1/2

ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

IN VERBINDUNG MIT

H. NACHTSHEIM-BERLIN (REF. ZOOL.), **E. SCHIEMANN-BERLIN** (NEUE LITER.),
G. STEINMANN-BONN (REF. PAL., NEUE LITER. PAL.),
F. v. WETTSTEIN-BERLIN (REF. BOTANIK)

LEIPZIG

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1922

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier einen Band von etwa 20 Druckbogen bilden.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata, sowie alle auf die Redaktion bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

Prof. Dr. E. Baur, Berlin N 4, Invalidenstraße 42,
Landwirtschaftliche Hochschule

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,
Schöneberger Ufer 12a.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Als Bogenhonorar für die Mitarbeiter und zwar für Originalabhandlungen und Kleinere Mitteilungen gilt die Grundzahl 32, für Referate 48, für Literaturlisten 64. Die Honorarsumme selbst ergibt sich durch Multiplikation dieser Grundzahlen mit der jeweils gültigen, vom Börsenverein der Deutschen Buchhändler festgesetzten Schlüsselzahl. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und Kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Abzüge ohne besonderen Titel auf dem Umschlag kostenfrei geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Freiabzüge zur Aufertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird gegen Erstattung der Kosten geliefert. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Abzügen gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift gegen Erstattung der Kosten bei rechtzeitiger Bestellung bezogen werden.



Jeanes Merritt

Die Farben einiger Hühnerrassen.

Von Ernst Ladebeck.

(Eingegangen am 25. Mai 1921.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	2
Material und Methode	3
I. Die Morphologie der Federn und Federpigmente	4
1. Beiträge zur Morphologie der Hühnerfedern	4
a) Der Federkiel	5
b) Die Rami	8
c) Die Radien	12
2. Bemerkungen über die Schillerfarben	19
3. Die Morphologie der Federpigmente	22
a) <i>Gallus bankiva</i>	24
b) Rebhuhnfarbige Italiener	30
c) Rote Sussex, rote Rhodeländer und helle Sussex	34
d) Cröllwitz	37
e) Plymouth und Minorca	39
4. Ergebnisse	39
II. Vergleichende Untersuchungen über das chemische Verhalten der Pigmente	42
1. Fragestellung und geschichtlicher Überblick	42
2. Der Einfluß des Keratins auf die Löslichkeit der Pigmente	45
3. Die Löslichkeit der Pigmente in Alkalien verschiedener Konzentration	47
4. Bemerkungen über den Eisengehalt der Pigmente	52
5. Ergebnisse	53
III. Über die Färbung der Kämme, Ohrscheiben und Beine	54
Schluß	59

APR 10 1923
upland

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

H. L. . . .	Hornleiste	H.	Häkchen der Hakenfaser
M.	Markzellen	B.	Becherzellen
A.	Afterschaft	D. W. . . .	Dorsale Wimpern
L.	Leiste der Dorsalplatte	V. W. . . .	Ventrale Wimpern
H. G. . . .	Hakenfasergesims	Z.	Zellkern
B. G. . . .	Bogenfasergesims	W. H. . . .	Widerhäkchen
D. V. . . .	Dorsale Verdickung	D. U. . . .	Dorsale Umbiegung
V. L. . . .	Ventrale Verstärkungsleiste	P.	Pigmentkörnchen
B. F. . . .	Bogenfaser	L. B. . . .	Luftblasen
H. F. . . .	Hakenfaser		

Die Zeichnungen wurden, sofern nichts anderes bemerkt ist, mit dem Zeichenapparat angefertigt. Die Figuren 2—6, 7, 10, 11, 14, 15, 23, 27 und 33 wurden bei der Reproduktion auf die Hälfte verkleinert.

Einleitung.

Spöttel und Lloyd-Jones haben bei Tauben zwei Hauptarten von Federpigmenten nachweisen können, die sich hauptsächlich durch ihre verschiedene Löslichkeit in Alkalien unterscheiden. Während Lloyd-Jones die Pigmente der Taubenfedern allgemein der Gruppe der Melanine zuordnet und auf eine besondere Bezeichnung der alkalilöslichen Farbstoffe verzichtet, spricht Spöttel die Vermutung aus, daß die letzteren den Melanoproteiden zuzurechnen sind, wobei er im Anschluß an Gortner unter Melanoproteiden solche Pigmente versteht, die Körnergestalt aufweisen und in konzentrierten Säuren und verdünnten Alkalien löslich sind.

Es schien mir von Interesse, zu untersuchen, ob ähnliche Verhältnisse bei den Hühnern vorliegen, umsomehr, als vielleicht später eine genauere Kenntnis der Federpigmente für die Rassenzucht eine praktische Bedeutung gewinnen kann. Einige Bemerkungen über die Strukturfarben werden hoffentlich ebenso wie die angestellten Untersuchungen über die Färbung der Kämme, Ohrscheiben und Beine unsere Kenntnis der Farben der wichtigsten Hühnerrassen vervollständigen. Soweit sich bei der Untersuchung der Federpigmente Besonderheiten im Bau der Hühnerfedern ergaben, sollen diese im Anfang der vorliegenden Arbeit Erwähnung finden.

Bevor ich zur Besprechung meiner Untersuchungen übergehe, sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Haecker

für die Anregung zu dieser Arbeit und für das mir gütigst zur Verfügung gestellte Material, wie für die liebenswürdige Unterstützung bei Durchführung der Arbeit meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Besonderen Dank schulde ich auch Herrn Professor Dr. Brüel für seine wertvollen Anregungen sowie Herrn Privatdozent Dr. Alverdes für Ratschläge in technischen Fragen.

Herrn Geheimrat von Abderhalden, Herrn Geheimrat Ziehen, Herrn Professor Dr. K. Schmidt und Herrn Professor Dr. von Wolff bin ich für Unterweisungen bei speziellen Untersuchungen, Herrn Direktor Beeck vom hiesigen Geflügelzuchtinstitut, sowie seinen Assistenten Herrn Weise und Herrn Dr. Grimpe-Leipzig für die freundliche Überlassung von Material zu Dank verpflichtet.

Material und Methode.

Die folgenden Untersuchungen erstrecken sich auf *Gallus bankiva*, rebhuhnfarbige Italiener, rote Sussex und gelbe Cröllwitz. In einigen Fällen wurden auch rote Rhodeländer, helle Sussex, gestreifte Plymouth-Rocks und Minorka zum Vergleich herangezogen. Die untersuchten Federn von *Gallus bankiva* wurden gut erhaltenen Bälgen aus den Sammlungen des hiesigen Zoologischen Instituts und des Zoologischen Instituts der Universität Leipzig entnommen. Die Federn der genannten Haushuhnrasen entstammen lebenden Tieren aus den Zuchten des hiesigen Geflügelzuchtinstitutes und Herrn Prof. Haeckers, so daß die Gewähr für die Reinheit der Rassen gegeben erscheint.

Besondere Schwierigkeiten bereitete das Schneiden des sehr spröden Materials. Weder die Chloroform-Paraffineinbettung Strongs noch die von Spöttel mit gutem Erfolg angewandte direkte Überführung der Federn in geschmolzenes Paraffin und schnelle Abkühlung desselben führten zu guten Ergebnissen. Auch das zeitraubende Bestreichen der Schnittfläche mit Phloxilin-Lösung erwies sich als nicht genügend. Nach mehrfachen vergeblichen anderen Versuchen wandte ich schließlich folgende mir von Herrn Dr. Alverdes empfohlene Methode mit gutem Erfolge an. Teile der Federfahne wurden in Xylol angefeuchtet und auf einem kleinen Glasplättchen in einen Tropfen gut eingedickten Nelkenöl-Kollodiums eingebettet. Der Tropfen wurde bis zur völligen Klärung 2—3 Tage in Xylol gehärtet, dann vorsichtig von dem Glasplättchen abgehoben und unter mehrmaligem Umbetten in Xylolparaffin und Paraffin (56° C) überführt. Durch diese Methode erhielt ich bei

gleichzeitiger Verwendung schräger Messerstellung ausgezeichnete dünne Schnitte. Auch beim Schneiden der besonders spröden bandförmigen Schwungfederrami und der harten Hornmasse des Kiels sämtlicher Federn mit Ausnahme der Schwung- und Steuerfedern erzielte ich noch gute Schnittserien von $10\ \mu$. Nur in einzelnen Fällen, bei sehr starker Pigmentierung der Rami und beim Schneiden des Schwungfederkiels konnte ich nur bei einer Dicke von $10\text{--}20\ \mu$ gute Schnitte erhalten. Die Schnitte wurden mit Eiweißglyzerin aufgeklebt. Eine Lösung des dünnen Kollodiumplättchens vor der Einbettung in Kanadabalsam erwies sich nicht als notwendig. Die Schnittrichtung wurde meist senkrecht zu den Federästen geführt und zwar senkrecht zu den dorsalen oder ventralen Verdickungen der Rami. Vereinzelt stellte ich auch Schnittserien senkrecht zu den Haken- oder Bogenradien und Querschnitte senkrecht zur Schaftachse her.

Zum Studium der Größe, Lagerung und Form der Pigmentkörner wurden ferner einzelne Radien isoliert und in Kanadabalsam eingebettet. Die Isolierung der Radien gelang am einfachsten dadurch, daß ich auf dem Objektträger mit dem Skalpell zahlreiche Schnitte senkrecht zu den Rami führte. Dadurch wurden stets eine große Anzahl der Radien abgetrennt. Die zerschnittenen Teile der Rami lassen sich leicht mit der Pinzette entfernen.

Das chemische Verhalten der Pigmente untersuchte ich unter dem Mikroskop durch Zusatz der Reagentien zu in Glycerin eingebetteten Federteilen, meist wurden ganze Federn und Federteile im Reagenzglas behandelt. Einige besondere Versuche mögen noch im Text Erwähnung finden.

Die Kämme und Ohrscheiben sowie die Laufschuppen der Beine wurden, um etwa vorhandene Lipochrome nicht durch Alkoholbehandlung zu lösen, mit dem Gefriermikrotom von Becker-Sartorius geschnitten. Die etwa $20\ \mu$ starken Schnitte untersuchte ich nach dem Auftauen teils frisch in physiologischer Kochsalzlösung, teils wurden sie mit Formol fixiert und mit Haematoxilin-Eosin gefärbt in Kanadabalsam eingebettet.

I. Die Morphologie der Federn und Federpigmente.

1. Beiträge zur Morphologie der Hühnerfedern.

Bei meinen Untersuchungen der Federpigmente war ich genötigt, auch dem Bau der Hühnerfedern meine Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Da Angaben und Abbildungen über die Morphologie der Hühnerfedern, soweit mir die Literatur bekannt ist, bisher nicht vorliegen, mögen die Ergebnisse meiner Untersuchungen hier angeführt sein. Sie beziehen sich hauptsächlich auf den Bau der verschiedenen Federn von *Gallus bankiva* und rebhuhnfarbigen Italienern. Es versteht sich von selbst, daß die folgenden Angaben keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen können, da ein genaues Studium der Strukturverhältnisse der Federn nicht beabsichtigt war.

Bezüglich des allgemeinen Baues der Federn sei auf die Arbeit Maschas verwiesen, in der auch die wichtigsten Ergebnisse der Untersuchungen älterer Autoren angeführt sind. Fig. 1 möge die Bezeichnung der einzelnen Federteile erläutern.

a) Der Federkiel.

Der Kiel der Federn gliedert sich in Spule und Schaft. Der Bau des Kiels der Schwung- und Steuerfedern ist wegen seiner Bedeutung für die Mechanik des Vogelflugs bereits mehrfach eingehend untersucht worden. Ich kann den Angaben Spöttels, der den Bau des Schwungfederschaftes von *Columba livia* ausführlich beschrieben hat, nichts Wesentliches hinzufügen und beschränke mich daher auf eine kurze Beschreibung des Kiels der wichtigsten übrigen Federn, zumal die Schwung- und Steuerfedern bei dem geringen Flugvermögen unserer Haushühner nicht das erhöhte Interesse beanspruchen wie bei guten Fliegern.

Als Beispiel einer Federspule sei die der Brustfedern beschrieben. Im äußersten proximalen Teil des Kiels stellt diese einen im Querschnitt kreisförmigen, überall gleichmäßig starken Hornzylinder dar, der in eine kegelförmige Spitze ausläuft. Etwas weiter distal entsteht im Innern dieses Zylinders lateral auf jeder Seite eine solide Hornleiste (Fig. 2). Die beiden Leisten liegen einander diametral gegenüber und weisen beim Fortschreiten in distaler Richtung auf ihrer dorsalen Fläche zunächst sehr schwach entwickelte Wülste von Markzellen auf, die an der nach

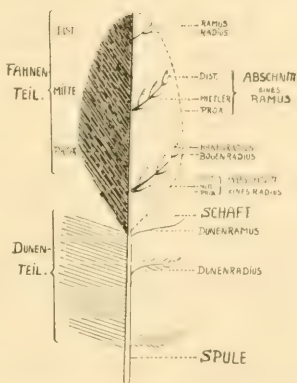


Fig. 1. Schema der Rückenfeder einer Bankiva-♀.

dem Innern der Spule gelegenen Seite von einer dünnen Hornlamelle umgeben sind (Fig. 3). Die Wülste nehmen sehr schnell an Umfang zu und verschmelzen schließlich im äußersten dorsalen Teil der Spule, indem die den inneren Abschluß bildende Hornlamelle zurücktritt. Gleichzeitig wird die Wandung dicht unterhalb der Leisten stark reduziert und die seitlichen Enden des ventralen Teils des Hornmantels lassen



Fig. 2.



Fig. 3.

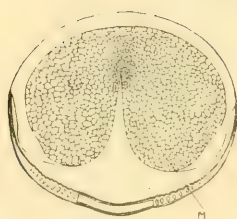


Fig. 4.

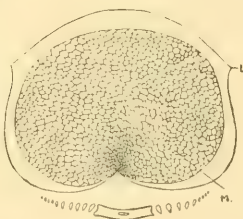


Fig. 5.

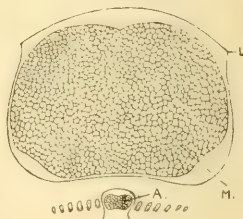


Fig. 6.

Fig. 2—6. Querschnitte durch die Federspule der Brustfeder einer Cröllwitz-♀ vom proximalen zum distalen Ende der Spule fortschreitend. Ok. I Leitz 3 (etwas schematisiert).

eine immer stärker werdende Differenzierung in einzelne Leisten erkennen (Fig. 4). Diese Leisten bilden sich allmählich in die Rami und Radien, das mittlere Stück zum Schaft der Afterfeder um. Der dorsale Teil geht unter weiterem Zurücktreten der mittleren Hornlamelle im weiteren Verlaufe in den proximalen Teil des Schaftes über. Der ursprünglich kreisförmige Querschnitt wird nahezu quadratisch, indem sich der die dorsale Umhüllung des Markraums bildende Teil des Hornzylinders, der bisher überall gleich stark war, in eine stärkere Dorsalplatte und zwei schwächere Seitenplatten differenziert. Die beiden Hornleisten, die aus dem mittleren Teil des Spulenquerschnitts allmählich immer mehr

ventralwärts gerückt sind, bilden die Ventralplatte. Diese ist daher in der Mitte sehr dünn und scharf nach innen eingeknickt, während die seitlichen Teile besonders stark entwickelt sind (Fig. 5). Die ventrale Einbiegung gleicht sich auf den folgenden distal gelegenen Schnitten mehr und mehr aus, so daß die ventrale Hornplatte nur noch wenig konkav gekrümmt erscheint. Gleichzeitig ist der Querschnitt bei nahezu gleichbleibender Höhe breiter geworden, so daß er eine annähernd rechteckige Form aufweist (Fig. 6). Unter langsamer Verdickung des mittleren Teils wird sie bei *Bankiva* weiter distal gerade und schließlich ebenso wie die Dorsalplatte und die Seitenplatten konvex gekrümmt. Die ventralen Ecken bleiben wie bisher besonders stark entwickelt.

Querschnitte durch die Mitte des Schafts der Brustfedern lassen eine bedeutende Abnahme des Schaftumfangs erkennen. Der Schaft ist

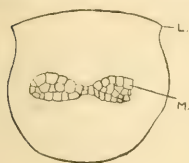


Fig. 7.

Querschnitt durch den mittleren Teil des Schaftes einer Brustfeder einer Italiener-♀.

Ok. I. Zeiß DD.



Fig. 8. Querschnitte durch den distalen Teil des Schaftes einer Brustfeder einer a) *Bankiva*-♀, b) Italiener-♀.

Ok. I. Zeiß DD.

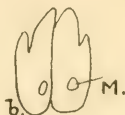


Fig. 9.

Querschnitt durch den distalen Teil des Schaftes einer Brustfeder eines *Bankiva*-♂.

Ok. I. Zeiß DD.

zunächst noch wenig breiter als hoch, Höhe und Breite sind jedoch nur noch reichlich halb so groß wie im proximalen Teil. Die Hornmasse ist relativ viel stärker entwickelt als proximal. Die nur sehr schwach gewölbte Dorsalplatte läuft auf beiden Seiten in eine sich dachförmig schwach überwölbende Leiste aus (Fig. 7). Die Seitenplatten sind nach außen gebogen und meist verhältnismäßig schwach. Die ventrale Platte ist bei *Bankiva* in der Mitte besonders mächtig entwickelt und entweder mehr oder weniger stark gewölbt oder in eine kielförmige Kante auslaufend. Bei rebhuhnfarbigen Italienern erscheint auch in den mittleren Teilen des Schaftes die Hornmasse noch hauptsächlich in den ventralen Ecken gehäuft und die Ventralplatte infolgedessen wie im proximalen Teil in der Mitte geschwächt.

Weiter distal wird der Querschnitt höher als breit. Der Markraum, der schon in der Mitte des Schaftes zuweilen dorsal und ventral

eingengt erscheint (Fig. 7), ist häufig im distalen Teil desselben durch eine solide Scheidewand in zwei gesonderte Stränge von Markzellen geschieden. Diese Trennung kann in der äußersten distalen Spitze zu einer vollkommenen Spaltung des Schaftes in zwei seitliche Hälften führen, die dicht aneinander liegen und im Querschnitt den Rami vollkommen gleichen (Fig. 8). In anderen Fällen unterbleibt diese Spaltung. Der Schaftquerschnitt wird trapezförmig höher als breit (Fig. 9), schließlich nahezu dreieckig und nimmt so mehr und mehr die Form eines Ramus an.

Der Schaft der Bauch- und Rückenfedern unterscheidet sich nur wenig von dem der Brustfedern. In den proximalen rechteckigen Querschnitten ist, die schon in Fig. 6 erkennbare, in der Mitte der Dorsalplatte nach innen vorspringende Verstärkungs-kante, die einen Rest der Hornlamelle des Schwungfederschafts darstellt, meist besonders kräftig entwickelt.

Die Halsfedern von *Bankiva* zeigen besonders im proximalen Teil des Schafts eine mehr gleichmäßige Verteilung der Hornsubstanz um den ellipsoiden Markraum herum. Sie leiten allmählich zu den Kopffedern über, deren Schaft vollkommen solid ist. Der Querschnitt ist im proximalen Teil trapezförmig breiter als hoch, zuweilen ventral schwach eingebogen. In der Mitte des Schafts ist er rechteckig, um schließlich in eine dreieckige Form überzugehen, die sich vom Querschnitt der Rami nicht mehr unterscheidet.

b) Die Rami.

Die Rami der Schwung- und Steuerfedern stellen schwach gewölbte bandförmige Gebilde dar, die im proximalen Teil der Federn besonders typisch ausgebildet sind. Sie sind bei ihrem Ursprung am Kiel am höchsten und am stärksten bandförmig abgeplattet. In ihrem Verlaufe nehmen sie an Höhe ab und zunächst bis zur Mitte noch wenig an Breite zu. In ihrem distalen Teil laufen sie schließlich in feine Spitzen aus: dorsal und ventral zeigen sie eine Verdickung der Hornsubstanz. Vor allem die ventrale Verstärkung des Ramus wird von einer soliden Hornleiste gebildet, die in den Rami der Steuerfedern mächtig entwickelt ist und reichlich ein Drittel der ganzen Ramushöhe ausmacht (Fig. 10). Die dorsale Verdickung tritt hier als schwach knopfförmige Wölbung hervor. Das Gesims der Bogenfasern verläuft an der konvexen Seite des Ramus wenig oberhalb der Mitte, das der Hakenfasern befindet sich an der hohlen Innenseite am unteren Ende der dorsalen Verdickung.

Die schwach ausgebildeten Seitenlamellen begrenzen eine im proximalen Teil der Rami einschichtige Reihe kleiner Markzellen; in den äußersten proximalen Teilen der Steuerfedern und der Außenfahne der Schwungfedern sind die Rami zwischen Bogen- und Hakenfasergesims häufig sehr dünn und dann solid ausgebildet, so daß die Markzellen in zwei getrennte Gruppen zerfallen (Fig. 11).

In den mittleren Teilen der Federäste geht der bandförmige Typus beim Fortschreiten in distaler Richtung allmählich verloren (Fig. 12).

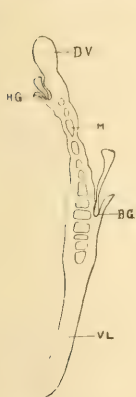


Fig. 10.

Querschnitt durch den proximalen Teil eines Ramus aus dem proximalen Abschnitt einer Schwanzfeder eines Bankiva-♂.

Ok. I Zeiß DD.



Fig. 11.

Querschnitt durch den proximalen Teil eines Ramus aus dem proximalen Abschnitt der Außenfahne einer Schwungfeder eines Bankiva-♂.

Ok. I Zeiß DD.

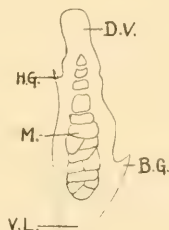


Fig. 12.

Querschnitt durch den mittleren Teil eines Ramus aus dem proximalen Abschnitt der Außenfahne einer Schwungfeder eines Bankiva-♂.

Ok. I Zeiß DD.

Die Außenseite der Hohlrinne, die in die dorsale Verdickung und die hier breit keilförmig ausgebildete Ventralleiste ausläuft, bleibt gewölbt. Die das Hakenfasergesims tragende Innenseite nimmt an der Wölbung immer weniger teil und bildet eine zunächst gerade, dann wenig konvex gekrümmte Versteifung der Hohlleiste. Der längliche bis eiförmige Hohlraum zwischen den beiden Seitenlamellen wird von einem zunächst zweischichtigen, später unregelmäßig wabigen Gefüge von Markzellen ausgefüllt.

Im distalen Teil der Rami treten die Ansatzstellen der Bogen- und Hakenfasern nur wenig hervor. Die beiden Gesimse liegen einander ungefähr gegenüber. Die keilförmigen dorsalen und ventralen Verstärkungen werden nach der Spitze des Ramus zu immer mehr reduziert (Fig. 13).

Im mittleren und distalen Teil der Federn sind die Unterschiede zwischen dem proximalen und distalen Ende der Rami geringer, die bandförmige Abplattung im proximalen Teil der Federäste tritt immer weniger hervor. Fig. 14 stellt eine Anzahl von Querschnitten durch einen Ramus des mittleren Teils einer Schwungfeder der

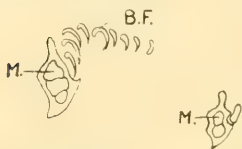


Fig. 13. Querschnitt durch den distalen Teil eines Ramus aus dem proximalen Abschnitt der Außenfahne einer Schwungfeder eines Bankiva-♂.

Ok. I Zeiß DD.

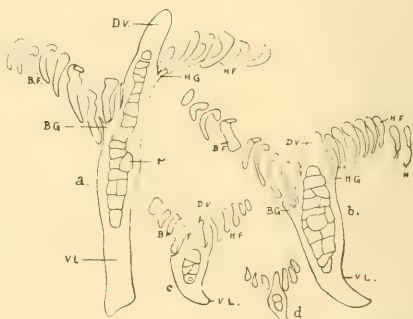


Fig. 14. a) bis d). Querschnitte durch einen Ramus des mittleren Teils einer Steuerfeder einer Cröllwitz-♀; a) bis d) vom proximalen zum distalen Ende des Ramus fortschreitend. Ok. II Leitz 6.

Cröllwitz-♀ dar und läßt die allmähliche Änderung der Form beim Übergang vom proximalen zum distalen Ende des Ramus deutlich erkennen.

Im proximalen Teil der Flügeldeckfedern zeigen die Rami dieselben Formen wie im distalen Teil der Schwungfedern. Im mittleren und distalen Teil ähneln sie denen der Rücken-, Bauch- und Brustfedern. Ich kann mich auf die Beschreibung der Rami des mittleren Teils der Federfahne dieser Federn beschränken, da die Federäste hier am typischsten ausgebildet sind.

Sie zeigen in ihrem mittleren Teil einen plump eiförmigen, nahezu dreieckigen Querschnitt. Die Basis läuft auf der einen Seite in eine kräftige ventrale Hornleiste aus, die an ihrer Dorsalseite konkav eingebogen erscheint. Der Markraum ist ebenfalls eiförmig und die Markzellen unregelmäßig angeordnet. Die Ansatzstelle der Bogenfasern liegt nur wenig tiefer als die der Hakenfasern (Fig. 15).

Nach dem proximalen Ende des Ramus hin tritt unter gleichzeitiger Zunahme der Höhe und Abnahme der Breite eine allmähliche Reduktion der ventralen Hornleiste ein.

Die distalen Enden der Federäste haben einen birnenförmigen Querschnitt. Der untere Teil des Ramus ist elliptisch und läuft dorsal in einen stielförmigen Ansatz aus. Die ventrale Hornleiste fehlt oder ist nur angedeutet (Fig. 16).

Im proximalen und distalen Fahnen teil der besprochenen Federn sind die Rami ähnlich gebaut mit dem Unterschied, daß sie nach dem proximalen Teil der Feder zu immer ausgeprägter die längliche Form der proximalen Ramienden der Mitte der Federfahne zeigen, während in der Federspitze birnenförmige Querschnittsformen vorherrschen.

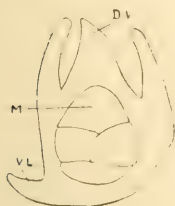


Fig. 15.

Querschnitt durch die Mitte eines Ramus des mittleren Federteils einer Rückenfeder einer Cröllwitz-♀. Komp. Ok. 4 Leitz Hom. Ölimmer-sion 1/12.

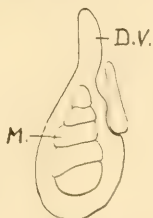


Fig. 16.

Querschnitt durch das distale Ende eines Federastes aus dem mittleren Teil einer Rückenfeder einer Plymouth-♀. Ok. I Leitz 9.



Fig. 17.

Querschnitt durch einen Ramus des distalen Federteils einer Rückenfeder eines Bankiva-♂. Ok. I Zeiß DD.

Die Rami der Halsfedern sind wenig differenziert und zeigen im proximalen Teil einen länglich elliptischen Querschnitt. Die ventrale Hornleiste fehlt oder ist nur schwach entwickelt. Bei ihrem Ursprung am Kiel sind die Rami meist solid und weisen im Innern keine Markzellen auf. Sie ähneln in dieser Hinsicht den sehr kleinen und undifferenzierten Federästen der Kopffedern, die nur vereinzelt in ihren distalen Enden einige kleine Markzellen umschließen.

Auf eine besondere Querschnittsform der Rami muß ich hier noch eingehen, die sich in den radienlosen Ramienden der Hals-, Kopf- und Rückenfedern vor allem der Hähne findet und hier den Lackglanz dieser Federteile hervorruft. Diese Rami haben im Querschnitt die Form

eines gleichschenkligen Dreiecks, über dessen Basis ein Halbkreis errichtet ist. Der basale Teil wird von dem ebenfalls halbkreisförmigen Markraum fast vollständig ausgefüllt, während die dorsale Dreiecksfläche keine Markzellen enthält (Fig. 17). Die ebenen Seitenflächen des dorsalen Keils wirken als Spiegel und reflektieren den größten Teil des Lichts, so daß diese Rami im auffallenden Licht glänzend erscheinen.

c) Die Radien.

Der Bau der Radien ist von Mascha in der bereits erwähnten Arbeit für die Schwungfedern der verschiedenen Vogelgruppen eingehend beschrieben worden. Ich kann daher bezüglich des allgemeinen Baues dieser Gebilde auf diese Untersuchungen verweisen, da sich meine Ergebnisse mit den Angaben Maschas in allen wesentlichen Punkten decken und beschränke mich nur auf die Beschreibung derjenigen Einzelheiten, die für die verschiedenen Federn der Hühner besonders charakteristisch sind.

Die Radien der Schwungfedern zeigen die bekannte typische Differenzierung in Haken- und Bogenradien. Spöttel hat nachgewiesen, daß innerhalb derselben Taubenschwungfeder im proximalen und distalen Teil der Feder verschiedene Typen von Fasern vorkommen. Besonders die Hakenfasern zeigen nach seinen Angaben in den verschiedenen Teilen der Feder ziemlich bedeutende Unterschiede. Ich kann dies auf Grund meiner Untersuchungen nur bestätigen, möchte aber die Angaben Spöttels dahin ergänzen, daß Verschiedenheiten im Bau der Hakenradien nicht nur in den einzelnen Teilen einer Schwungfeder vorhanden sind, sondern daß diese Unterschiede schon bei den verschiedenen Radien eines Ramus erkennbar sind. Sowohl die Zahl der Haken als auch die der tütfenförmigen Endzellen, der „Becherzellen“, wechselt bei den einzelnen Radien desselben Ramus. Genauere Untersuchungen einer Schwungfeder eines *Bankiva-σ* hatten folgendes Ergebnis:

Die beste Ausbildung zeigen die Hakenradien der breiten Innenfahne. Im proximalen Teil der Federfahne beträgt die Zahl der Haken meist fünf. Der am weitesten distal gelegene ist am längsten. Im proximalen Teil der Rami sind die Hakenfasern kräftig und verhältnismäßig kurz. Sie besitzen vier kurze Endglieder mit stark entwickelten ventralen Wimpern. Die dorsalen Wimpern sind ebenfalls gut erkennbar, jedoch nicht so lang wie die ventralen. Nach der Mitte der Rami hin nimmt die Zahl der Endzellen zu. Es konnten zunächst

fünf, dann sechs und schließlich sieben solcher Becherzellen gezählt werden. Die einzelnen Zellen haben sich gleichzeitig bedeutend gestreckt. Die Wimpern der ersten Zellen sind abstehend und dorsal und ventral annähernd gleich lang. Die der am weitesten distal gelegenen kurz und anliegend, so daß der Radius in eine lange Spitze ausgezogen erscheint. Nach der Spitze des Ramus zu werden die

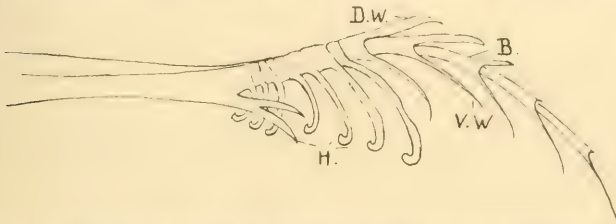


Fig. 18. Hakenradius vom proximalen Ende eines Ramus aus dem mittleren Abschnitt der Innenfahne einer Schwungfeder eines Bankiva-♂. Ok. I Leitz 6.

Radien schwächer, ihr distaler Teil ist besonders lang fadenförmig ausgezogen.

In den mittleren Teilen der Innenfahne weisen die Hakenfasern sechs, zuweilen sogar sieben besonders lange und kräftige Häkchen auf. Im proximalen Teil des Ramus finden sich vier, weiter distal fünf Endzellen, deren dorsale Wimpern nur bei den ersten Zellen stark und



Fig. 19. Hakenradius vom äußersten distalen Ende eines Ramus aus dem distalen Abschnitt der Innenfahne einer Schwungfeder eines Bankiva-♂. Ok. I Leitz 6.

lappenförmig entwickelt sind (Fig. 18). Nach der Mitte des Ramus zu konnten meist sechs langgestreckte Becherzellen gezählt werden. Im distalen Teil der Rami reduziert sich ihre Zahl wieder auf fünf, später auf vier mit kräftigen dorsalen und langen ventralen Wimpern.

Im distalen Teil der Federn finden sich fünf oder sechs starke Häkchen. Endzellen sind im proximalen Ende der Rami nur zwei, im mittleren und distalen Teil meist drei vorhanden. Besonders

die ventralen Wimpern sind stark entwickelt. Die Hakenfasern der Ramispitzen sind stark reduziert. Häkchen fehlen ganz, dafür sind die ventralen Wimpern der drei Endzellen häkchenförmig umgebogen (Fig. 19).

Untersuchungen der Innenfahne der Schwungfedern einer Italiener- σ bestätigen diese Ergebnisse. Häkchen sind meist fünf vorhanden. Die Zahl der Endzellen, schwankt noch stärker als beim *Bankiva*- σ . Im proximalen Teil der Federn fand ich drei bis sieben. In der Mitte der Federfahne betrug ihre Zahl zwei im proximalen, bis acht im mittleren und schließlich wieder sechs bei den Fasern der distalen Ramienden. Im distalen Drittel der Feder waren drei bis fünf, zuweilen sechs Endglieder vorhanden. Es zeigt sich also auch hier eine Reduktion der Zahl gegenüber den mittleren Teilen der Federfahne.

Die Bogenfasern sind im proximalen Teil der Federn und der Rami meist kürzer und breiter als im distalen.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich in den verschiedenen Teilen der Außenfahne der Schwungfedern. Die Zahl der Häkchen beträgt beim *Bankiva*- σ meist fünf im proximalen, sechs in der Mitte und im distalen Teil der Federfahne. Die Zahl der Endglieder schwankt im proximalen Teil der Feder zwischen vier bis fünf, im proximalen Teil des Ramus, sechs bis acht in der Mitte und sechs bei den Hakenfasern der distalen Ramienden.

In der Mitte der Federn konnte ich vom proximalen zum distalen Ramusende fortschreitend zunächst vier kurze, dann fünf bis sieben längere und schließlich eine Reduktion bis auf drei bis zwei Becherzellen feststellen. Im distalen Teil der Feder zählte ich nur zwei bis vier solcher Zellen. Stets waren die ventralen Wimpern stärker entwickelt als die dorsalen.

Für die Außenfahne der Schwungfedern der Italiener- σ gilt das Gleiche, nur war die absolute Zahl der Endglieder eine größere. Ich zählte vier bis acht im proximalen Teil der Feder, sechs bis neun und wieder bis sechs im mittleren und vier bis sechs bis vier im distalen Teil der Feder.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß bei den von mir untersuchten Schwungfedern die meisten Endglieder der Hakenfasern sich in der Mitte der Federn, sowohl der Außen- wie der Innenfahne vorfinden. Auch die Zahl der Häkchen ist hier am größten. Im proximalen Teil der Federn ist die Zahl der Becherzellen annähernd dieselbe wie in der

Mitte, während sie im distalen Teil der Federn bedeutend geringer ist. Gleichzeitig nimmt die Zahl der Endzellen im proximalen und distalen Teil der Federn in den einzelnen Hakenfasern vom proximalen bis zum distalen Ende der Rami gleichmäßig zu und höchstens in den äußersten distalen Hakenfasern wieder wenig ab, während in den mittleren Teilen der Federn vom proximalen bis mittleren Teil der Rami eine bedeutende Zunahme, dann aber von der Mitte bis zum distalen Teil wieder eine annähernd ebenso große Abnahme der Zahl dieser Zellen stattfindet.

Über die Bogenradien des mittleren und distalen Teil der Außenfahne ist nichts besonderes zu sagen. Auch in den proximalen Ramienden des proximalen Federteils zeigen sie den typischen Bau dieser Fasern (Fig. 20). Besonders modifiziert sind sie dagegen in den mittleren und distalen Ramienden dieses Abschnitts der Federfahne. Die ventrale Lamelle ist bedeutend verschmälert und statt der lang

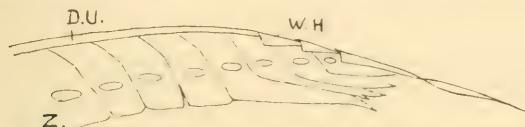


Fig. 20. Bogenradius vom proximalen Ende eines Ramus aus dem proximalen Abschnitt der Außenfahne einer Schwungfeder eines *Bankiva*-♂. Ok. I Leitz 6.

ausgezogenen Spitze haben sie am distalen Ende tütfenförmig ineinander geschachtelte Zellen, die den Becherzellen der Hakenradien sehr ähnlich sind. Die vier ersten dieser Zellen laufen ventral in wohlausgebildete Häkchen aus, während die übrigen deutliche ventrale Wimpern ausgebildet haben. Die dorsalen Wimpern fehlen oder sind nur sehr schwach entwickelt. Die Fasern sind, wenn man von ihrem bedeutend schwächerem Bau und der fehlenden Torsion absieht, von den Hakenfasern der Schwungfedern kaum zu unterscheiden (Fig. 21). Die Zahl der umgeformten Endzellen schwankt. Bei der Italiener-♀ wurden häufig acht gefunden, während beim *Bankiva*-♂ (Fig. 21) meist sechs vorhanden waren. Ihren Charakter als Bogenfasern verraten diese Gebilde außer durch ihre Lage an der der Federspitze abgewandten Seite des Ramus auch durch die dorsal häufig sehr gut ausgebildeten Widerhäkchen (Fig. 21), die für die Bogenradien der Schwungfedern, wie schon Mascha gezeigt hat, typisch sind. Zwischen den normalen Bogenfasern der proximalen Ramienden und den modifi-

zierten der distalen Abschnitte der Rami finden sich alle Übergänge (Fig. 22).

Bei der Beschreibung der Haken- und Bogenfasern der übrigen Federn kann ich mich kurz fassen.

Für die Steuerfedern gilt im wesentlichen das für die Schwingfedern Gesagte. Die Hakenfasern der sichelförmigen, schillernden Schwanzfedern der Hähne haben nur drei bis vier Haken im proximalen

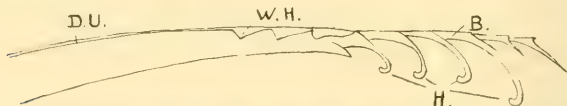


Fig. 21. Bogenradius aus dem mittleren bis distalen Ende eines Ramus vom proximalen Abschnitt der Außenfahne einer Schwingfeder eines Bankiva-♂. Ok. I Leitz 6.

und zwei bis drei im distalen Teil der Feder. Die Endglieder sind die Träger des Schillerglanzes und in besonderer Weise umgeformt. Der distale Teil dieser Fasern besteht nicht aus den mehrfach erwähnten Becherzellen, sondern ist in der Richtung der Federfläche dachförmig verbreitert und bedeutend verlängert (Fig. 23). Sowohl dorsale wie ventrale Wimpern fehlen vollkommen, dagegen sind die Enden dieser Radien sehr stark pigmentiert und besitzen eine besondere Struktur, die den metallischen Glanz dieser Federn hervorruft. Ich werde in



Fig. 22. Bogenradius vom proximalen bis mittleren Ende eines Ramus aus dem proximalen Abschnitt der Außenfahne einer Schwingfeder einer Italiener-♀. Ok. I Leitz 6.

einem besonderen Abschnitt noch auf diese Strukturfarben zu sprechen kommen.

Die Radien der Rücken- und Flügeldeckfedern zeigen alle Übergänge zu denen der Schwing- und Steuerfedern. Es finden sich Hakenfasern mit zwei, drei und vier Häkchen. Im proximalen Drittel der Federfahne sind bis zu neun Becherzellen mit langen ventralen Wimpern vorhanden (Fig. 24). An den distalen Enden der Rami reduziert sich diese Zahl im distalen Teil der Feder bis auf drei. Das

distale Ende der Haken- und Bogenfasern der Flügeldeckfedern ist häufig gegen das proximale Ende tordiert, wie dies für die Radien der Schwung- und Steuerfedern die Regel ist. Zeigen die Flügeldeckfedern Schillerglanz, so sind die distalen Enden der Hakenfasern in der bereits beschriebenen Weise dachförmig umgebildet. In den rotbraunen Flügeldeckfedern der Hähne von Bankiva und rebhuhnfarbigen Italienern

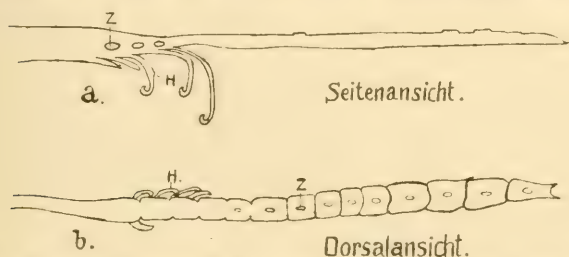


Fig. 23. Dachförmig modifizierter Hakenradius von einer schillernden Schwanzfeder eines Bankiva-♂. a) Seitenansicht, b) Dorsalansicht. Ok. I Zeiß DD.

fehlen im distalen Teil die Radien vollkommen. Im mittleren Teil der Federfahne dieser Federn weisen die Endglieder der Hakenfasern Ansätze zu dachförmiger Verbreiterung der Zellen auf, wie bei den schillernden Federn. Charakteristisch für die Rücken- und Flügeldeckfedern ist die große Zahl der langgestreckten Becherzellen im proxi-

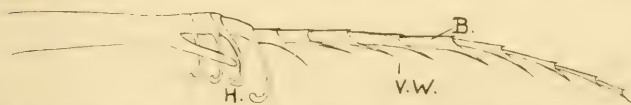


Fig. 24. Hakenradius vom proximalen Abschnitt einer schwarzen Flügeldeckfeder eines Bankiva-♂. Ok. I Leitz 6.

malen Teil der Federn und die nach dem distalen Ende der Rami zu immer stärker werdende Reduktion auch der ventralen Wimpern. Die Hakenradien erscheinen infolgedessen in lange, fadenförmige Spitzen ausgezogen. Die kräftigsten und am besten ausgebildeten Fasern finden sich stets in den proximalen und mittleren Ramienden des distalen Federteils.

Auch die Radien der Bauchfedern sind im proximalen Teil der Federfahne dünn und fadenförmig. Die Hakenfasern besitzen im proximalen Ende der Rami noch zwei bis drei schwache Häkchen (Fig. 25). Im distalen Teil der Federäste fehlen auch diese und die Hakenfasern sind von den fadenförmigen Bogenfasern kaum mehr zu unterscheiden. Im distalen Drittel der Federfahne sind die Fasern kräftiger entwickelt. Die Hakenradien haben vier bis iseben teleskopartig ineinander geschachtelte Endzellen und kräftig ausgebildete ventrale Wimpern (Fig. 26).

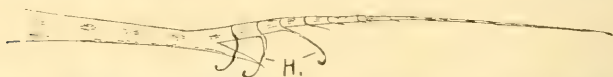


Fig. 25. Hakenradius vom proximalen Ende des Ramus aus dem proximalen Abschnitt einer Bauchfeder einer Bankiva-♀. Ok. I Zeiß DD.

Das Gleiche gilt für die Brustfedern. Die Hakenfasern fehlen hier in einem schmalen Randsaum der Federn. Erwähnung verdient noch der besondere Bau der Bogenfasern, der mir bei der Untersuchung dieser Federn zuerst auffiel, sich aber mehr oder weniger typisch ausgebildet auch bei allen übrigen Federn mit Ausnahme der Schwung- und Steuerfedern findet und auf Querschnitten besonders deutlich hervortritt. Der ventrale Teil dieser Fasern läuft nicht, wie

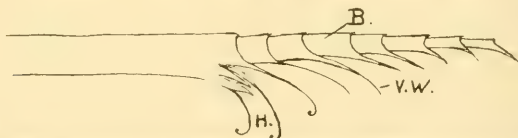


Fig. 26. Hakenradius aus dem distalen Abschnitt der Federfahne einer Bauchfeder einer Bankiva-♀. Ok. I Zeiß DD.

bei den Schwung- und Steuerfedern in eine dünne Lamelle aus (Fig. 27a), sondern ist durch eine auf der konvexen Seite der Faser verlaufenden Leiste verstärkt (Fig. 27b). Diese dient wahrscheinlich der Erhöhung der Biegefestigkeit, da diese Fasern bei ihrer im Verhältnis zur Länge nur geringen Höhe der Gefahr einer Knickung viel eher ausgesetzt sind als die der Schwung- und Steuerfedern.

Die Haken- und Bogenfasern des Fahnenteils der Hals- und Kopffedern zeigen eine weitere Reduktion. Sie sind ebenfalls schwach und sehr lang gestreckt und weisen alle Übergänge zu Dunenradien

auf. Im distalen Ende der Federn tragen die Hakenradien noch zwei bis drei schwache Häkchen. Beim Hahn sind die Radien in diesem Teil der Federn auf die proximalen Ramienden beschränkt. Den Hals- und Kopffedern der Henne fehlen nur die Hakenradien in einem schmalen Randsaum, wie es auch bei den Brustfedern der Fall ist.

2. Bemerkungen über die Schillerfarben.

Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, auf die vielen, sich teilweise widersprechenden Theorien über die Entstehung der Schillerfarben näher einzugehen. Ich verweise in dieser Hinsicht auf die umfassende Arbeit Biedermanns, in der die verschiedenen Anschauungen an der Hand umfangreicher Untersuchungen über die Schillerfarben der Insekten eingehend besprochen werden. Über die Strukturfarben der Vogelfarben liegen, wenn ich von den Arbeiten Haeckers, Kniesches und Spöttels über die blaue Farbe als Farbe trüber Medien absehe, soweit mir die Literatur bekannt ist, ausführliche Arbeiten bisher noch nicht vor. Biedermann erwähnt den Schiller der Vogelfedern nur anhangsweise und Strong führt ihn auf ein Zusammenwirken dünner Plättchen und sphärischer Pigmentkörner zurück. Spöttel hat im Anschluß an Haecker die Schillerfarbe der Nacken- und Halsfedern der Felsentaube auf feine Längsrillen, also auf Gitterwirkung bezw. Beugung zurückzuführen versucht. Wenn dieser Autor an anderer Stelle inbezug auf die Schillerfarben derselben Federn schreibt: „Sie beruhen auf bestimmter Struktur der Radii und sind nach Brücke und Biedermann als Farben dünner Plättchen zu betrachten“, so liegt hier eine nicht ganz klare Trennung zwischen zwei optisch differenten Erscheinungen vor. Da diese Scheidung auch von anderen Autoren zuweilen nicht scharf durchgeführt wird, eine vollkommene Klarheit über die gewählte Terminologie aber unbedingt nötig ist, möchte ich betonen, daß ich im folgenden unter Gitterwirkung oder Beugung nur die auf dem Huygensschen Prinzip beruhenden Beugungserscheinungen des Lichts an Spalten oder Reflexionsgittern verstehe, während ich als Farben dünner Blättchen die Interferenzerscheinungen bezeichne, die in

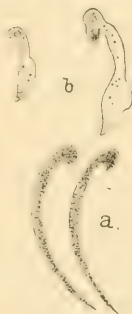


Fig. 27.

Querschnitte durch Bogenradien a) der Außenfahne einer Schwungfeder des Bankiva-♂, b) der Brustfeder einer Bankiva-♀.
Komp. Ok. 6 Zeiß Hom.
Ölimmersion 1/12.

der bekannten Weise durch Auftreten eines Gangunterschieds infolge teilweiser Reflexion eines Lichtstrahls an der vorderen und hinteren Fläche eines dünnen Luftblättchens entstehen.

Die Farben dünner Blättchen sind zur Erklärung der Schillerfarben besonders von Biedermann herangezogen worden. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Schillerfarbe der Hühnerfedern, die ich ohne Kenntnis der genaueren Untersuchungsmethoden Biedermanns angestellt habe, decken sich in so weitgehendem Maße mit den Beobachtungen dieses Autors über den Schiller der Schmetterlingsschuppen besonders von Morpho-Rhetenor, daß ich sicher glaube, daß beide Erscheinungen auf dieselbe Ursache zurückzuführen sind.

Ich untersuchte schillernde Federn der verschiedensten Hühnerassen und fand den Schiller stets gebunden an die dachförmig verbreiterten Enden der Hakenradialien. Die so modifizierten Federteile zeigen



Fig. 28.

Schematische Querschnitte durch a) eine Schuppe von Morpho Rhetenor, b) einen dachförmig modifizierten Hakenradius einer schillernden Hühnerfeder.

eine große Ähnlichkeit der Form der schillernden Fläche mit den Schuppen von Morpho-Rhetenor. Auf Querschnittsbildern durch Schuppe und Radius ist dies besonders deutlich (Fig. 28a, b) erkennbar. Dieser Ähnlichkeit der Form entspricht eine ebenso weitgehende in dem Verhalten der Schillerfarbe der beiden Gebilde. Ich klebte Teile der schillernden Federfahne auf den Objektträger fest und untersuchte sie unter dem Mikroskop mit Leitz 3, Okular I. Die Untersuchungen wurden bei diffusem

Tageslicht am Fenster angestellt. Orientierte ich das Präparat derart, daß die Längsachsen der Hakenradialien parallel zum Fenster, d. h. senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichts waren (Fig. 29a), so zeigten die Radialien prächtigen Schillerglanz. Die Farbe war vorwiegend grün oder violett, daneben fanden sich auch rote und gelbrote Töne. Die verschiedenen Farben konnte ich nicht selten in einem Hakenradius nebeneinander beobachten. Bei einer Drehung des Präparats im Sinne des Uhrzeigers trat eine allmähliche Verdunkelung der Farbe ein, bis nach einer Drehung um 90° (Fig. 29b) die Radialien schwarzbraun, vollkommen glanzlos erschienen. Bei weiterer Drehung trat bei 180° (Fig. 29c) wieder Schillerglanz auf, wie in Stellung a, während bei 270° (Fig. 29d) der Glanz von neuem verschwunden war. In dem Verschwinden der Schillerfarbe bei Stellung b und d glaubte ich zunächst einen Beweis dafür zu sehen, daß tatsächlich, wie auch Spöttel annimmt, Gitterwirkung als Ursache der Farbe anzunehmen sei, denn Beugungsfarben sind, wie

bekannt, nur in der Ebene senkrecht zur Richtung der Striche sichtbar. Bei genauerer Prüfung erweist sich jedoch dieser Schluß als hinfällig, denn abgesehen davon, daß bei Annahme einer Längsrillung der Radien gerade die dunklen Stellen b und d Glanz zeigen müßten, während bei

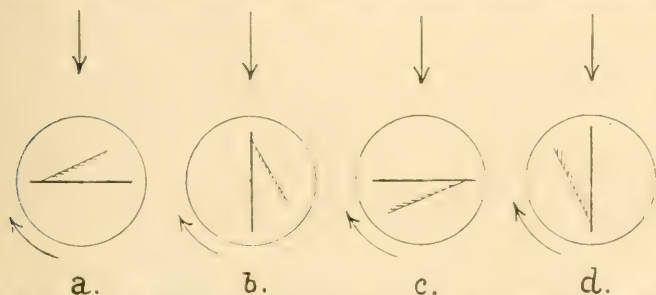


Fig. 29. a) bis d) Schema der verschiedenen Stellungen der schillernden Feder bei Untersuchung des Schillerglanzes.

a und c Dunkelheit zu erwarten wäre, kann man sich auch leicht davon überzeugen, daß die Dunkelheit der Radien bei Stellung b und d auf anderen Ursachen beruht. Neigt man nämlich das horizontal liegende Präparat bei Lage b und d aus der Horizontalebene nach dem Fenster zu, so tritt auch bei diesen Stellungen prächtiger Schillerglanz auf, dessen

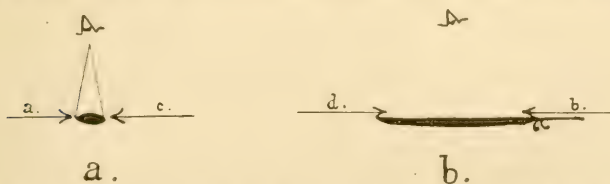


Fig. 30. Schematische Darstellung des Lichteinfalls. a) Bei Stellung a und c der Fig. 29. b) Bei Stellung d und b der Fig. 29.

Farbe sich mit wechselnder Neigung ändert. Diese selben Beobachtungen konnte auch Biedermann bei Morpho-Rhetenor machen und er führt diese Erscheinungen mit Recht darauf zurück, daß für das Auftreten von Schiller bei gradem Aufblick eine Neigung der reflektierenden Fläche gegen das einfallende Licht erforderlich ist. Diese Neigung ist,

wie Fig. 30 lehrt, bei Stellung a und c ohne weiteres gegeben, während dies bei Lage b und d nicht der Fall ist. Die erwähnte Änderung der Farbe bei wechselndem Einfallswinkel des Lichts tritt übrigens auch ein, wenn man das Präparat bei Stellung a und c verschieden stark nach dem Fenster zu neigt.

Die mikroskopische Untersuchung der Federstruktur gestaltete sich infolge der starken Pigmentierung sehr schwierig und gab einen Anhalt weder für die Annahme einer Gitterwirkung noch für die Annahme dünner Blättchen als Ursache der Schillerfarbe. Der Brewstersche Versuch zum Nachweis von Gitterfarben schlug fehl. Es gelang mir nicht, durch Abdruck der schillernden Federfläche auf schwarzem Siegelack Schillerfarben auf diesem hervorzurufen. Ebenso wenig glückte es mir aber, die Farbe der schillernden Radien durch Druck zwischen zwei Objektträgern zu verändern, wie dies eigentlich bei Annahme dünner Blättchen möglich sein müßte. Beweisend ist weder der negative Ausfall des ersten noch des zweiten Versuchs. Ich möchte auf Grund der lamellaren Struktur der Hornsubstanz, die zu beobachten ich häufig Gelegenheit hatte, die Ansicht, daß Farben dünner Blättchen die Ursache der Schillerfarbe der Hühnerfedern sind, für die wahrscheinlichste halten, ohne damit auf Grund meiner wenigen Beobachtungen über die Richtigkeit der Biedermannschen Schlußfolgerungen ein Urteil fällen zu wollen.

Ich wende mich nunmehr der Besprechung der Pigmentfarben der Hühnerrassen zu.

3. Die Morphologie der Federpigmente.

Soweit ich unterrichtet bin, sind die Pigmentfarben der Hühnerfedern bisher nicht untersucht worden¹⁾. Im folgenden soll daher die Größe, Gestalt und Farbe der Pigmentkörner in den verschiedenen Federn des definitiven Federkleids von *Gallus bankiva*, rebhuhnfarbigen Italienern, roten Sussex und gelben Cröllwitz näher beschrieben werden. Zur Bestätigung der Ergebnisse werden auch einige Beobachtungen über das Pigment roter Rhodeländer, heller Sussex, gestreifter Plymouths-Rocks und Minorka Erwähnung finden.

Bezüglich der Farbenbestimmung möchte ich auf einige Schwierigkeiten hinweisen, die sich im Verlaufe der Arbeit ergaben. Die von

¹⁾ Rabls Abhandlung „Über die Entwicklung des Pigments in den Dunenfedern des Hühnchens“ kommt hier nicht in Betracht, da eine morphogenetische Untersuchung des Pigments nicht beabsichtigt ist.

Spöttel zur genaueren Bestimmung der Farbtöne verwandte Farbenschemata der Höchster Farbwerke erwies sich bei der sehr großen Anzahl der Farbabstufungen, die besonders bei den mehrfarbigen Hühnerrassen vorkommen, als unbrauchbar. Auch der Ostwaldsche Farbenatlas versagte bei der Farbenbestimmung der mikroskopischen Pigmentfarben, sobald die einheitliche Farbenfläche eines untersuchten Ramus oder Radius sich bei Anwendung stärkerer Vergrößerung in die einzelnen gefärbten Pigmentkörnchen auflöste¹⁾. Bei dem Fehlen jeder exakten Vergleichs- und damit Bestimmungsmöglichkeit überhaupt, können daher von mir verwandte Farbenbezeichnungen wie „schmutziggrau“, „gelbbraun“, „schwarzbraun“ auch nur eine bedingte objektive Gültigkeit beanspruchen, zumal bei den zur Untersuchung verwandten starken Vergrößerungen die Farbenqualität sich schon bei geringen Änderungen

¹⁾ Um die Nachprüfung der folgenden Untersuchungen zu erleichtern, sollen einige exakte Bestimmungen der Totalfarbe des geschlossenen Teils der Federfahnen mehrerer untersuchter Federn hier angeführt werden. Die Federn wurden bei hellem diffusum Tageslicht auf weißem Untergrunde mit den Täfelchen des Ostwaldschen Farbenatlas verglichen. Die Bestimmung ergab:

<i>Bankiva</i> -♀: Schwanzfeder	13 p n (13 04 94) wenig dunkler
Brustfeder	13 l f (13 10 68)
Bauchfeder	13 i d (13 16 51)
<i>Bankiva</i> -♂: Schwungfeder	13 p n (13 04 94) dunkler
schw. Rückenfeder	13 p n (13 04 94) dunkler
Bauchfeder, zw.	13 p o und 13 p n (13 04 94)
dunkelrotbraune Rückenfeder	
(rotbrauner Teil)	17 o i (17 05 86)
Sattelfeder	13 n g (13 07 77)
<i>Italiener</i> -♀: Schwungfeder zw.	13 p n (13 04 94) und
	17 p n (17 04 94)
Brustfeder	13 m g (13 08 77)
Bauchfeder	13 k f (13 15 68)
<i>Italiener</i> -♂: Schwungfeder	13 p n (13 04 94) dunkler
Bauchfeder	13 o n (13 05 94)
rotbrauner Teil einer Rückenf. zw.	13 p i (13 04 84) und
	17 p i (17 04 84)
<i>Sussex</i> -♂: Rückenfeder zw.	13 p i (13 04 84) und
	17 p i (17 04 84)
Halsfeder zw.	13 n g (13 07 77) und
	13 o g (13 06 76)
<i>Cröllwitz</i> -♂: Rücken, Flügel	13 k l (13 14 60)

der Intensität des durch den Kondensor einfallenden Lichts nicht unbedeutend änderte.

Für das Ergebnis meiner Untersuchungen ist dieser Umstand vollkommen belanglos, da es nicht auf die möglichst genaue Bestimmung absoluter Farbtöne, sondern auf den vollkommen exakt und sicher durchführbaren Vergleich mehrerer nebeneinander auftretender Farbenqualitäten ankommt.

Ich beginne die Beschreibung der Morphologie der Federpigmente mit:

a) *Gallus bankiva*.

Bevor ich zur Besprechung meiner mikroskopischen Untersuchungen übergehe, sei einleitend über *Gallus bankiva* kurz folgendes bemerkt.

Die Heimat des wilden *Bankiva*-Huhns ist ganz Ostindien einschließlich der Inseln. Es zeigt jedoch dort hinsichtlich der Größe und Farbe verschiedene Unterschiede, so daß gewöhnlich drei geographische Rassen angenommen werden.

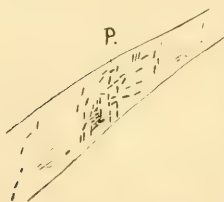


Fig. 31. Pigmentstäbchen im proximalen Ende eines Dunenradius einer Bauchfeder eines *Bankiva*-♂. Komp. Ok. 6 Reichart-Hartapochromat 2 mm.

Die Farbe der *Bankiva*-♀ ist der unserer rebhuhnfarbigen Landhuhnschläge sehr ähnlich. Die Rückenfedern zeigen eine dunkelbraungraue Grundfarbe mit hellbrauner Rieselung und gelbem Schaftstrich. Sie gehen einerseits in die dunklen, zum Teil gelbbraun gesprenkelten Schwung- und Schwanzfedern, andererseits in die schwarzbraunen glas-

gelb gesäumten Halsfedern über. Die Brustfedern sind rostbraun mit hellem Schaftstrich und grauer feiner Sprenkelung. Die Bauchfedern meist heller, auch tritt die Sprenkelung mehr zurück.

Beim Hahn sind Hals und Kopf goldgelb gefärbt. Der Oberrücken ist rotbraun, der Sattel etwas dunkler. Dieselbe Farbe zeigen die kleinen Flügeldeckfedern. Die großen Flügeldeckfedern sind ebenso wie die Schwanzfedern schwarz mit grünlichem Metallglanz. Die Arm- und Handschwingen sowie Vorderhals-, Brust- und Bauchgefieder sind braunschwarz, nur die Außenfahne der Handschwingen ist rostfarbig.

Nähere Angaben, besonders auch über die Abstammung unserer Haushuhnrasen von *Gallus bankiva* finden sich im Brehm, ferner bei Darwin, Blancke, Baldamus-Beeck und Dürigen.

Ich wende mich zunächst der Beschreibung des Pigments des Dunenteils der Federn zu¹⁾. Abgesehen von geringen Unterschieden in der Zahl und Farbe der Pigmentkörner stellte sich bei der Untersuchung der verschiedenen Federn der *Bankiva*-♀ und des *Bankiva*-♂ eine so weitgehende Übereinstimmung in der Pigmentierung dieses Federteils heraus, daß ich auf die Ergebnisse dieser Untersuchungen hier zusammenfassend eingehen kann.

Im proximalen Teil der Dunenrami ist das Pigment ebenso wie in den Ansatzstellen der Radien in schmutzig-hellbraunen vorwiegend stäbchenförmigen Pigmentkörnern abgelagert (Fig. 31). Die Länge der Stäbchen beträgt etwa einen Teilstrich des Okular-Mikrometers, bei Untersuchung mit Reichart Hart-Apochromat 2 mm und Komp. Ok. 22. Ihre Längsachse fällt meist zusammen mit der Achse des Ramus bzw. des Radius. Nur an den Einmündungsstellen der Radien in den Ramus sind sie um den eingetrockneten Kern herum ausgesprochen unregelmäßig gelagert. Neben den Stäbchen finden sich alle Übergänge zu ellipsoiden und kugeligen Formen. Häufig sind mehrere Stäbchen oder Ellipsoide in der Längsachse der Federäste reihenförmig angeordnet. Beim Übergang vom proximalen zum distalen Teil der Dunenrami nimmt die Zahl der Stäbchen allmählich ab und an ihre Stelle treten ellipsoide bis kugelige Körnchen, deren größter Durchmesser etwa der Länge der Stäbchen entspricht. Im distalen Teil der Rami fehlen die Stäbchen fast vollständig. Gleichzeitig mit der Abnahme der Stäbchen findet nach dem distalen Teil zu stets eine Verdunkelung der Farbe der einzelnen Pigmentkörner statt. Dieselben Verhältnisse finden sich auch in jedem einzelnen Radius. Auch hier sind die Stäbchen auf den proximalen Teil beschränkt, während im distalen Teil nahezu ausschließlich dunkelbraune bis schwärzliche ellipsoide und kugelige Körnchen vorhanden sind (Fig. 32).

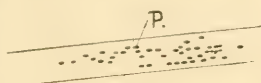


Fig. 32. Ellipsoide Pigmentkörnchen des distalen Endes eines Dunenradius einer Bauchfeder eines *Bankiva*-♂. Komp. Ok. 6 Reichart-Hartapochromat 2 mm.

Die folgenden Angaben beziehen sich sämtlich auf den Fahnen- teil der untersuchten Federn.

Im proximalen und mittleren Teil der Federfahne der dunkelbraunen Rückenfedern der Henne herrschen im proximalen Teil der Rami

¹⁾ Zum besseren Verständnis der gewählten Bezeichnungen sei auf Fig. 1 verwiesen.

und Radien schmutziggraue bis braune Stäbchen vor, während in der Mitte und im distalen Teil derselben sich gelbbraune, ellipsoide und kugelige Formen finden. An den hellbraun gerieselten Stellen findet ein allmählicher Übergang zu sehr feinem, hellgelbem Pigment statt, dessen Form nicht deutlich erkennbar ist. Schnitte senkrecht zum Federramus zeigen, daß die Abnahme des braunen Pigments an den hellen Stellen zuerst in den Rami stattfindet, die bis auf einige kleine gelbe bis gelbbraune Pigmentkörner und diffuse Gelbfärbung der Hornsubstanz schon unpigmentiert sind, während die Radien noch starke dunkelgelbbraune Pigmentierung aufweisen.

Im distalen Teil der Federn, wo die Rieselung besonders stark auftritt, finden sich auf Schnitten in sämtlichen Rami und Radien alle Übergänge von braunem zu gelbem diffusem Pigment.

Die Farbe und Zeichnung der Rückenfedern geht kontinuierlich in die der Flügeldeckfedern und Schwungfedern über. Die Zahl der Pigmentkörner nimmt zu. Das helle, feinkörnige, hier rötlichgelbe Pigment tritt in den Schwungfedern gegenüber dem gelbbraunen bis braunen Farbstoff bedeutend zurück und ist auf die hellen Flecke der Außenfahnen der Handschwingen beschränkt. Unregelmäßige Pigmentformen zeigen sich häufig im ventralen Teil der Rami des proximalen Teils der Federfahne. Ich werde hierauf bei der Besprechung der Schwungfedern des Hahns, wo sich diese Verhältnisse am deutlichsten zeigen, noch zurückkommen.

Ebenso wie die Schwungfedern sind auch die dunkelbraunen Steuerfedern besonders in ihrem distalen Teile sehr stark pigmentiert. Bezüglich der Form der Farbkörner gilt im wesentlichen dasselbe wie für die Rückenfedern. Doch herrschen, abgesehen von den distalen Enden der Radien die Stäbchen bei weitem vor. Das hellgelbe bzw. rötlichgelbe Pigment fehlt. Unregelmäßige Pigmentformen finden sich an den entsprechenden Stellen wie in den Schwungfedern.

Auch das Pigment der Halsfedern ist dem der Rückenfedern sehr ähnlich, doch konnte ein Vorherrschen der Stäbchen im proximalen Teil der Rami und Radien und ein nahezu vollständiges Fehlen derselben im distalen Teil der Federäste nicht beobachtet werden. Vielmehr finden sich im ganzen Fahnenteil Pigmentkörner von unregelmäßig länglicher Form.

Im proximalen und mittleren Teil der Federfahne nimmt die Zahl der schmutzigbraunen bis schwarzbraunen Pigmentkörner ohne Änderung der Form beim Übergang vom proximalen zum distalen Teil der Rami allmählich ab und zwar in derselben Weise wie dies für die Rücken-

federn beschrieben wurde, zuerst in den Rami und erst später in den Radien. Gleichzeitig geht die braune Färbung allmählich in gelbe Töne über. In den distalen Radien hört die Pigmentierung gänzlich auf, und es bleibt nur eine diffuse Gelbfärbung. Die Radien sind auch hier noch stärker pigmentiert, doch findet man ebenfalls alle Übergänge von Braun zu Gelb.

Im äußersten distalen Teil der Federfahne sind Rami und Radien wieder sehr stark schwarzbraun pigmentiert. In den Markzellen kann man auf Schnitten häufig hell- bis schwarzbraune Stäbchen erkennen.

Die Kopffedern entsprechen, was Größe, Gestalt und Farbe der Pigmentkörner angeht, den Halsfedern, so daß sich eine besondere Beschreibung erübrigt.

In den Brustfedern tritt an die Stelle des gelbbraunen bis braunen Pigments der Rückenfedern, das sich hier nur noch in den graugesprenkelten Stellen vorfindet, ein rötlichbraunes, feinkörniges Pigment von unregelmäßig kugelliger Form.

Im proximalen Teil der Federfahne überwiegt das braune Pigment noch. Über die Form der braunen Körnchen ist nichts Neues zu sagen. Die kugeligen Pigmentkörner der distalen Rami- und Radienenden sind vielfach dunkelbraun, nahezu schwarz gefärbt.

In der Mitte der Feder zeigen die Rami an den Übergangsstellen die dunkelbraunen Töne am längsten in den dorsalen Lamellen. Vielfach findet man Rami, die ventral schon rot- bis gelbbraunes, kugeliges Pigment enthalten, während die dorsalen Verdickungen und die Radien noch dunkelbraun pigmentiert sind.

Nach dem distalen Teil der Feder zu nimmt zunächst die Zahl der Pigmentkörner bedeutend ab. Hand in Hand damit geht ein allmählicher Farbübergang zu Hellrotbraun bis Hellgelb. Die Rami sind häufig unpigmentiert und nur diffus gelb gefärbt.

Die rostbraunen Brustfedern gehen allmählich in die hellgelbbraunen Bauchfedern über. Das Pigment entspricht im großen und ganzen dem Pigment des distalen Teils der Brustfedern. Die Zahl der Pigmentkörner ist besonders in den Rami durchweg sehr gering. Der Farbton ist ein rötliches bis gelbliches Braun. Es finden sich, wie besonders Ramus-Längsschnitte zeigen, kontinuierliche Übergänge zwischen stäbchenförmig schmutziggelbbraunen und körnig kugeligen Formen von schmutziggelber bis bräunlicher Farbe.

Die Grundfarbe des Hahns ist das dunkle Braun der Vorderhals-, Brust- und Bauchfedern, sowie der braunen Teile der

Schwungfedern. Es erübrigt sich, auf die Pigmentierung der einzelnen Teile dieser Federn hier nochmals näher einzugehen, da das Pigment denselben Typ darstellt, wie ich ihn für die dunklen Stellen der Rückenfedern und besonders der Schwung- und Steuerfedern der Henne beschrieben habe. In der Form besteht kein Unterschied. Die Stäbchen herrschen auch hier meist in den proximalen Rami- und Radienenden vor, während in den distalen Enden der Federäste ellipsoide und rundliche Körnchen überwiegen. Die Farbe der dunklen Töne ist etwas satter als bei der Henne. Es konnten alle Übergänge von Schmutziggelb über Gelbbraun, Schokoladenbraun bis Schwärzlich beobachtet werden. Die dunklere Farbe des Hahns beruht jedoch hauptsächlich auf einer dichteren Lagerung der Pigmentkörner. Dies läßt sich schon bei der Untersuchung der Bauchfedern feststellen. In den noch stärker pigmentierten Distalteilen der Brustfedern findet man häufig zusammengeballte Pigmentklumpen, die eine Form der Körnchen nicht mehr erkennen lassen. Dasselbe gilt für die metallisch glänzenden Schwanzfedern und großen Flügeldeckfedern, deren dachförmig verbreiterte Enden der Hakenradien mit Pigment so vollgepfropft sind, daß weder Form noch Farbe einzelner Farbkörnchen erkennbar ist.

Bevor ich zur Beschreibung des Pigments der rotbraunen Federn und Federteile übergehe, möchte ich noch auf einige abweichende Verhältnisse hinweisen, wie sie sich besonders typisch im proximalen Fahnteil der Schwungfedern vorfinden. Die dorsalen Teile der bandförmigen Rami der Außenfahne enthalten ein stäbchenförmiges bis rundliches Pigment von schmutziggelbbrauner Farbe. Die Länge der Stäbchen beträgt auch hier etwa einen Teilstrich. Die ventrale Hornlamelle ist, wie schon erwähnt wurde, in eigenartiger Weise ausgezackt (Fig. 33). Das Pigment ist in diesem Teil der Rami vollkommen unregelmäßig. Neben sehr kleinen Körnchen und Stäbchen von etwa $\frac{1}{2}$ Teilstrich und darunter finden sich Pigmentballungen unregelmäßiger Form von bis zu fünf Teilstreichen Durchmesser und schokoladenbraune Kugeln von zwei Teilstrich Durchmesser in gänzlich unregelmäßiger Häufung oder auch in Reihenanordnung. Sämtliche Übergänge zwischen großen und kleinen Kügelchen sind vorhanden. Nicht selten sind abgeplattete und deformierte Pigmentkugeln anzutreffen, wie sie Spöttel für die verschiedensten Federn von *Columba livia* beschrieben hat. Nach dem distalen Teil der Federn zu nehmen in den Rami die unregelmäßigen Formen ab; dagegen finden sich im

Schwungfederschaft die besprochenen unregelmäßigen, großen Pigmentformen gleichfalls auf der ventralen Seite und zwar besonders deutlich in den stark pigmentierten mittleren und distalen Teilen des Schaftes.

Ähnliche Unregelmäßigkeiten zeigen die entsprechenden Stellen der Innenfahne und nicht ganz so scharf hervortretend auch die schillernden Schwanzfedern des Hahnes sowie die Schwung- und Steuerfedern der Henne. In den Radien des proximalen Teils der Federfahne finden sich diese unregelmäßigen Pigmentformen nur an den Einmündungsstellen in den Ramus.

Es bleibt noch das Pigment verschiedener Gruppen von Hahnenfedern zu besprechen, das dem Hahne seine rotbraune Schmuckfarbe verleiht und ihn besonders von der schmutzig erdfarbenen Henne unterscheidet. Ich muß hier etwas näher auf meine Untersuchungen des Pigments der rostbraun gefleckten Teile der Außenfahne der Schwungfedern eingehen, da die hier beobachteten Verhältnisse auch für die anderen teilweise rostbraun gefärbten Federn typisch sind. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen erscheinen mir ferner besonders deshalb nicht unwichtig, weil sie einen Beitrag liefern zur Beantwortung der Frage, die uns im Verlaufe der Arbeit noch öfters beschäftigen wird, inwieweit nämlich eine scharfe Scheidung zwischen braunen, rotbraunen und gelben Pigmentkörnern und Pigmenten überhaupt möglich ist.

Im proximalen Teil der Außenfahne der Schwungfedern findet beim Übergang von braunen zu rotbraunen Stellen der Fahne in den Rami und Radien ein allmähliches Ablassen der dunkelschokoladenbraunen Farbe der Pigmentkörner zu schmutzighellbraunen Tönen statt unter gleichzeitiger Auflösung der Stäbchen und Ellipsoide in sehr feinkörniges Pigment. Die Körnchen in den Hakenradien sind schließlich hellrotbraun, die der Bogenradien hellgelb. Ihre Form ist wechselnd. Man findet in den rotgelben Hakenradien neben kugeligen und rundlichen Formen von etwa einem Teilstrich Durchmesser und schmutzigrotbrauner Farbe auch unregelmäßig geformte scheinbar aus mehreren einzelnen Körnern verschmolzene Pigmenthäufchen und alle

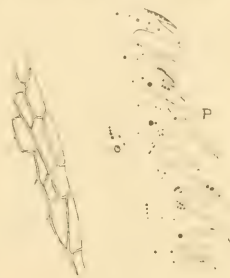


Fig. 33.

Unregelmäßige Pigmentformen in der ausgezackten ventralen Hornleiste eines bandförmigen Ramus aus dem proximalen Teil der Außenfahne einer Schwungfeder eines Bankiva-...".

Ok. 3 Zeiß DD.

Übergänge zu sehr kleinen, hellrotbraunen bis gelben Körnern. In den schwächer pigmentierten Bogenradien ist vielfach nur ein diffus gelber Farbton zu erkennen.

Auch in der Mitte der Federfahne sind die Hakenradien stärker pigmentiert als die Bogenradien. Das Pigment der Hakenradien erscheint dunkelschokoladenbraun, das der Bogenradien schmutziggelbbraun. Beide Farben gehen in gelbrote bis rotbraune Töne über und zwar erfolgt der Übergang in der Weise, daß zuerst an die Stelle der schmutzigbraunen bis dunkelschokoladenbraunen Pigmentstäbchen und Ellipsoide rundliche Formen derselben Farbe treten und dann unter gleichzeitiger Größenabnahme der Körnchen eine Änderung des Farbtons in Rotbraun stattfindet.

Ganz dieselben Verhältnisse finden sich in den rotbraunen Rückenfedern. Im proximalen Teil der Feder sind Rami und Radien schmutziggelb pigmentiert, Stäbchen herrschen vor. In der Mitte der Feder findet ganz allmählich eine Verdunkelung der Farbe statt. Gleichzeitig treten mehr kugelige Pigmentkörner auf, deren schmutzigdunkelbraune Farbe allmählich in Rotbraun übergeht. Im distalen Teil der Federfahne sind die radienlosen Rami sehr stark rotbraun gefärbt. Die kugeligen Körnchen sind an den am stärksten pigmentierten Stellen zu Päckchen zusammengeballt.

Auf die ganz ähnlichen Ergebnisse bei Untersuchung der rotbraunen Sattelfedern sowie der Halsfedern und Kopffedern brauche ich hier nicht nochmals einzugehen. Ich will nur erwähnen, daß diese Federn meist etwas schwächer pigmentiert sind. Die distalen Ramienden des distalen Teils der Federfahne sind häufig nur diffus gelb bis rötlichgelb gefärbt.

b) Rebhuhnfarbige Italiener.

Die Untersuchung des Pigments der rebhuhnfarbigen Italiener erschien vom rassenanalytischen Standpunkt aus besonders angebracht, weil diese Zuchtrasse in der Farbe eine weitgehende Ähnlichkeit mit dem *Bankiva*-Typ zeigt. Zur Charakteristik sei nur folgendes gesagt: Die Rückenfedern sowie die Flügel- und Schwanzdeckfedern der Henne sind bräunlich mit feiner, dunkler Strichzeichnung und hellem Schaft¹⁾. Die

¹⁾ Bei einem großen Teil des mir vorliegenden Materials überwog die dunkle Zeichnung so stark, daß die Federn auf schwarzbraunem Grunde eine helle Rieselung zeigten. Die von den Züchtern geforderte schmale gelbe Säumung der Federn war meist nur schwach entwickelt.

zitron- bis goldgelben Kopf- und Halsfedern besitzen einen deutlichen, breiten, schwarzen Schaftstrich. Die Brustfedern sind lachsfarbig mit schmalen, hellem Schaftstrich gezeichnet. Gegen den Bauch hin bläst die Farbe allmählich ab und geht in Bräunlich-Aschgrau über.

Die Rücken- und Flügeldeckfedern des Hahnes sind teils stahlblau metallglänzend, teils schwarz im proximalen bedeckten Teil und tiefrot bis kupferbraun im distalen Teil. Dieselbe Farbe zeigen die Sattelfedern. Die Halsfedern sind rotgolden mit feinem, schwarzem Schaftstrich, die Kopffedern orangerot und schwarz gestreift. Die schwarzen Brust- und Bauchfedern haben zum Teil ebenso wie die Schwanzfedern grünen Metallglanz.

Das Pigment des Dunenteils zeigt in sämtlichen Federn denselben Typus, den ich schon für *Bankiva* beschrieben habe. In der Form besteht kein merklicher Unterschied. In den distalen Ramienden finden sich zuweilen schwärzliche, ausgesprochen kugelige Körnchen. Besonders beim Hahn sind die Pigmentkörner häufig etwas größer als bei *Bankiva*, so beträgt z. B. die Länge der Stäbchen in den Dunenrami der stahlblau glänzenden Flügeldeckfedern des Hahns ziemlich konstant $1-1\frac{1}{2}$ Teilstrich. Die Farbe ist durchschnittlich etwas dunkler. Es finden sich Farbübergänge von gelbbraunen bis dunkelschokoladenbraunen und schwärzlichen Tönen. Vielfach sind die stäbchenförmigen bis ellipsoiden Pigmentkörner perlschnurartig aufgereiht. Die Länge dieser Reihen beträgt bis zu 15 Teilstreichen. Vereinzelt wurden Pigmentverschmelzungen angetroffen.

Die Pigmentierung des Fahnenteils der verschiedenen Federn der rebhuhnfarbigen Italiener weist ebenfalls keine prinzipiellen Unterschiede im Vergleich mit den entsprechenden Federn von *Gallus Bankiva* auf. Im allgemeinen sind, wie schon vorgreifend bemerkt sei, die Farben etwas satter und kontrastreicher als bei der *Bankiva*-Rasse. Es beruht dies nicht etwa nur auf einer stärkeren Pigmentierung der Federn, vielmehr sind die Farbübergänge nicht mehr ganz so fließend, das Schwarz bzw. Braun ist dunkler, das Rotbraun bzw. Gelb heller oder oder vielleicht besser gesagt, reiner als bei *Bankiva*.

Ich bespreche zunächst kurz die untersuchten Federn der Henne.

Die dunklen Stellen der Rückenfedern sind stark dunkelbraun bis schwärzlich pigmentiert. Besonders dicht sind die Pigmentkörnchen in den Hakenradialen und den dorsalen Leisten der Bogenradialen abgelagert. Über Form und Größe gilt das für *Bankiva* Gesagte.

In den distalen Teilen der Rami findet sich im ganzen Fahnen-
teil neben den dunkelbraunen, hier etwas helleren Pigmentkörnern,
hellgelbbraunes Pigment von feiner Körnchenform. Wie bei *Bankiva*
sind auch hier im mittleren und distalen Teil der Federfahne die Rami
schwächer pigmentiert als die Radien.

Die hellen Stellen der Federn sind hellbraun pigmentiert. Die
Farbe der Pigmentkörner an den Übergangsstellen von dunkelbraunem
zu hellbraunem Pigment variiert von Schmutziggelbbraun bis
Hellgelb. Die Form ist sehr unregelmäßig, stäbchenförmig bis kugelig,
vielfach sehr schwer zu bestimmen und nicht scharf begrenzt. All-
mählich nehmen die Stäbchenformen immer mehr ab und sehr kleine,
kugelige Pigmentkörnchen treten an ihre Stelle. Die Farbe geht gleich-
zeitig in rötlichgelbe Töne über.

Die Flügeldeckfedern sind häufig etwas heller als die Rücken-
federn. Das hellgelbbraune Pigment überwiegt und tritt oft nahezu
diffus auf. Über die Übergänge ist nichts Neues zu sagen. Hinzugefügt
sei nur, daß das gelbbraune bis gelbe Pigment vielfach deutliche,
wenn auch sehr kleine Stäbchen erkennen läßt, so daß es in der Form
von den dunkelbraunen Typen garnicht zu unterscheiden ist.

Die Außenfahne der Schwungfedern, besonders der Hand-
schwingen ist ebenfalls hell geriebelt. Gegenüber den Rückenfedern
konnte kein nennenswerter Unterschied beobachtet werden.

Die Innenfahne ist gleichmäßig dunkelbraun pigmentiert. Die
Pigmentkörner sind vorherrschend stäbchenförmig.

Die Halsfedern sind im mittleren und distalen Teil der Feder-
fahne bedeutend stärker pigmentiert als bei der *Bankiva*-♀. Rami und
Radien sind in ihren proximalen Teilen von dunkelbraunen bis schwärz-
lichen, länglichen Pigmentkörnern dicht erfüllt. Die distalen, im Gegen-
satz zu *Bankiva* radienlosen Enden der Rami sind diffus gelb gefärbt,
nur über den Markzellen zeigt sich eine Andeutung von Pigment, dessen
unregelmäßige Form nicht erkennbar ist. An den Übergangsstellen
findet sich in schwacher Verteilung ein schmutziggelbes Pigment von
länglicher Form.

Die Kopffedern zeigen keine wesentlichen Unterschiede gegen-
über den Halsfedern.

Die Brust- und Bauchfedern weisen neben dunkelbraunen bis
schokoladenbraunen, länglichen Pigmentkörnern unregelmäßig kugeliges,
hellgelbes bis rotbraunes Pigment auf. Wie bei *Bankiva* überwiegt
das hellbraune Pigment. Weder der distale Teil der Brustfedern noch

die Bauchfedern sind so schwach pigmentiert wie die der *Bankiva*. Vielmehr unterscheiden sich hier die Bauchfedern von den Brustfedern hauptsächlich durch eine stärkere Beimischung bräunlicher bis schwärzlicher Pigmentkörner.

Satte, reine Pigmentfarben zusammen mit dichter Lagerung der Pigmentkörner finden sich besonders in den verschiedenen Federn des Hahnes. Ich glaube auf eine genauere Beschreibung der Pigmentierung der einzelnen Federn hier verzichten zu können, da das für die entsprechenden Federn und Federteile des *Bankiva* Gesagte auch hier im wesentlichen zutrifft.

Zusammenfassend seien kurz noch einige abweichende Verhältnisse hervorgehoben. In den stark pigmentierten Teilen der Federfahnen der schwarzen Brust-, Bauch- und Schwanzfedern überwiegen meist ellipsoide bis rundliche Pigmentkörner, besonders in den Radien. Ihre Länge bzw. ihr größter Durchmesser beträgt bis zu $1\frac{1}{2}$ Teilstreichen.

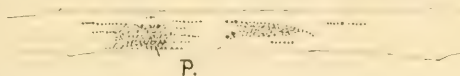


Fig. 34. Rotbraunes Pigment in einem Dunenradius des proximalen Abschnitts einer Sattelfeder eines Sussex-♂. Komp. Ok. 8 Zeiß Hom. Ölimmersion 1/12.

In den teilweise rotbraun gefärbten Federn zeigt sich diese Neigung des dunkelschokoladenbraunen bis schwärzlichen Pigments kugelige Körnchen auszubilden, besonders an den Übergangsstellen zu den rotbraunen Federteilen. Diese auch schon für die entsprechenden Federn des *Bankiva* beschriebene Erscheinung findet sich hier besonders deutlich ausgeprägt in den Rückenfedern, Sattelfedern, Flügeldeck- und Schwungfedern. Die vermittelnden Farbenaufstufungen zwischen schwärzlichen und rein rotbraunen Pigmentkugeln sind seltener geworden als bei *Bankiva*. Doch ist auch hier eine scharfe Scheidung zwischen beiden Pigmenten meist nicht möglich. In den Sattelfedern konnten an den Übergangsstellen des dunkelbraunen Pigments zu rotbraunem, häufig kugelige, rotbraune bis dunkelrotbraune Pigmentkörner, die zu Stäbchen verschmolzen erscheinen, bzw. Stäbchen, die eine kugelige Gliederung aufweisen, beobachtet werden.

Die rein rotbraun gefärbten Federstellen weisen ein sehr feinkörniges, ausgesprochen kugeliges rotbraunes Pigment auf (vergl. Fig. 34). Es zeigen sich alle Übergänge von sehr feinkörnigem zu

diffusum Pigment, ebenso damit korrespondierend alle Farbübergänge von Rotbraun über Hellrotbraun zu Goldgelb.

c) Rote Sussex, rote Rhodeländer und helle Sussex.

Die Farbe der roten Sussex ist ein sattes Rotbraun. Hals- und Sattelfedern des Hahnes zeigen dunkelrotbraunen Lackglanz. Die Halsfedern sollen bei Hahn und Henne mit breitem, schwarzem Schaftstrich gezeichnet sein. Die Flügel sind sattrotbraun mit Schwarz in den Schwingen. Die Schwanzfedern schwarz, beim Hahn metallisch glänzend.

Im proximalen Teil sämtlicher Federn finden sich in den Dunenrami sehr kleine, schmutzigbräunliche bis rötlichbraune Pigmentkügelchen und größere (etwa 1 Teilstrich), schwarze bis dunkelbraune Ellipsoide und Pigmentkugeln. Meist herrscht im proximalen Teil der Rami das feinkörnige, bräunliche Pigment vor, während im distalen Teil die schwärzlichen Ellipsoide und Kugeln überwiegen, doch sind abweichende Verhältnisse nicht selten. Die schwärzlichen Ellipsoide können fehlen oder wie in den Dunenrami der Bauchfedern des Hahns auch im proximalen Teil vorkommen. Eine scharfe Scheidung zwischen den beiden Pigmenttypen ist nicht möglich. In zahlreichen Fällen konnten Verschmelzungen der kleinen, bräunlichen Kügelchen zu größeren Pigmentformen beobachtet werden. Diese sind dann von den schwarzen Ellipsoiden und Kugeln kaum zu unterscheiden. Die Dunenradien zeigen ganz ähnliche Verhältnisse. Oft finden sich schon proximal ellipsoide schwarze Formen. Meist sind die Radien der Ramusspitze stärker pigmentiert als die des proximalen Teils. Häufig finden sich hier Verschmelzungen der schwarzen, ellipsoiden und rundlichen Pigmentkörner. Nicht selten wechseln Zonen, in denen feinkörnig bräunliches Pigment überwiegt, mit solchen ab, in denen schwarze, größere Pigmentformen vorherrschen. Eine scharfe Scheidung ist ebensowenig möglich wie eine sichere Unterscheidung zwischen bräunlichem, feinkörnigem und schwarzem, ellipsoidem Pigment.

Die rotbraune Grundfarbe der roten Sussex wird bedingt durch ein sehr feinkörniges kugeliges Pigment (Fig. 34), das sich in mehr oder weniger dichter Verteilung in allen Federn vorfindet. Die Farbe des Pigments variiert von Hellgelb bis Hellrotbraun. Die Größe der Pigmentkugeln ist mit den mir zur Verfügung stehenden Mitteln nicht mehr meßbar, unter $\frac{1}{2}$ Teilstrich jedoch nicht konstant. Die hellen Körner sind kleiner als die rotbraunen, oft nahezu diffus. Bei dichter

Lagerung des Pigments erscheint stets die umgebende Hornsubstanz diffus gelb gefärbt. Das Pigment gleicht in der Form dem rotbraunen Pigment des distalen Teils der Kopf-, Hals-, Flügeldeck- und Sattelfedern von *Bankiva*- und Italiener-♂. Die Farbe ist etwas heller und frischer und am besten zu vergleichen mit der des Pigments der rotbraunen Teile der Außenfahne der Schwungfedern des Italiener-♂. Unterschiede in der Pigmentierung der einzelnen Federteile konnten nicht festgestellt werden, nur sind die Hakenradien stets stärker und etwas rötlicher pigmentiert als die Bogenradien.

Neben dem hellroten, feinkugeligen Pigment findet sich in den dunklen Stellen der Halsfedern ein ellipsoides, schwarzes bis dunkel-schwarzbraunes Pigment. Farbübergänge fehlen nahezu ganz. In der Form ist die Trennung nicht so scharf, da neben den größeren Ellipsoiden, stets auch kleinere, schwarze Kügelchen auftreten. In den radienlosen Ramusenden des distalen Teils der Feder ist das dunkle Pigment hauptsächlich dorsal abgelagert, während es ventral fehlt. Zuweilen finden sich dunkelbraune, ellipsoide und kugelige Pigmentkörner von etwa $\frac{3}{4}$ Teilstrich Länge auch in den Rücken- und Brustfedern der Henne, jedoch ist die Scheidung zwischen den beiden Pigmentarten hier nicht so scharf. In den Rami und Radien der Innenfahne der Schwungfedern wird an den dunklen Stellen das rötlichgelbe, feinkugelige Pigment ebenfalls überlagert und schließlich verdrängt von einem schwärzlichen, teils ellipsoiden teils kugeligen Pigment. Die schwarzen Kügelchen haben teilweise dieselbe Größe wie die rötlichgelben, die länglichen Formen sind etwas größer, jedoch sind in der Form alle Übergänge vorhanden. In der Farbe vermitteln nur sehr wenige Pigmentkörnchen. Die Scheidung ist ziemlich scharf. Nicht so deutlich ist die Trennung in der Außenfahne, wo auch die dunklen Pigmentkörnchen meist kugelig sind. Es finden sich hier Farbübergänge von diffus Hellgelb bis Rötlichgelb und von Schmutziggelb über bräunliche Töne bis zu Schwarz.

Die Rückenfedern des Hahns zeigen dasselbe Bild wie die der Henne. In den dunklen Stellen der Flügeldeckfedern sind neben den dunkelbraunen Ellipsoiden und Kügelchen auch ebensolche Pigmentstäbchen vorhanden. Das Pigment ähnelt sehr dem dunklen Pigment von *Bankiva* und rebhuhnfarbigen Italienern. Übergänge in der Farbe zwischen dem hellrotbraunen und dunklen Pigment sind kaum vorhanden.

Die schwarze Farbe der Schwanzfedern und Schwungfedern des Hahnes wird hervorgerufen durch die Einlagerung tiefschwarzer,

kugelig Pigmentkörner. Diese können neben den rötlichgelben, kleinen Pigmentkügelchen allein auftreten, oder aber sie sind vermischt mit den bereits beschriebenen Ellipsoiden und Pigmentkugeln und dann von diesen schwer zu unterscheiden. Ihre Größe ist verschieden und schwankt von der Größe des rotbraunen Pigments bis zu 1 Teilstrich.

Besonders große, schwarze Kugeln wurden im proximalen Teil der schillernden Schwanzfedern des Hahnes gefunden (Fig. 35). Sie sind hier in den Radien eingelagert zwischen des rotbraunen Pigment-



Fig. 35. Schwarze und rotbraune kugelige Pigmentkörner in den Radien des proximalen Abschnitts der schillernden Schwanzfedern eines Sussex-♂. 1. Proximales Ende der Feder proximales Ende des Ramus, 2. proximales Ende der Feder Mitte des Ramus. Komp. Ok. 8 Zeiß Hom. Ölimmersion 1/12.

kügelchen, die ebenfalls die Durchschnittsgröße rotbraunen Pigments übertreffen. Farbübergänge wurden nie beobachtet.

Zum Vergleich wurden einige entsprechende Federn von roten Rhodeländern ♂ und ♀ untersucht. Die Grundfarbe wird auch hier durch ein rotbraunes bis satt rotgelbes, feinkugeliges Pigment von sehr frischer Farbe bedingt. Die dunklen Federstellen weisen schwarze Pigmentstäbchen und Ellipsoide von bis zu $1\frac{1}{2}$ Teilstrich Länge auf. Daneben finden sich kleine, schwarze Pigmentkügelchen von wechselnder Größe. Die Scheidung zwischen beiden Pigmentarten erscheint noch stärker als bei Sussex. Ein schwarzes, kugeliges Pigment ohne Beimischung von Ellipsoiden und Stäbchen, wie es in einzelnen

Stellen der Schwanzfedern des Sussexhahnes auftrat, konnte nicht beobachtet werden.

Die hellen Sussex haben die Zeichnung der hellen Brahma, weiße Halsfedern mit tiefschwarzem, beim Hahne schmalerem, bei der Henne breiterem Schaftstrich. Die Schwanzfedern sind schwarz in der Innenfahne, weiß in der Außenfahne. Bei den mir zur Verfügung stehenden Tieren zeigte auch die Außenfahne im proximalen und distalen Teil schwache und schwärzliche Pigmentierung. Der Schwanz ist glänzend schwarz, ins Grünliche schillernd. Die obersten

Schwanzfedern sollen weiß gesäumt sein. Die übrigen Federn sind rein weiß.

Die Untersuchung der pigmentierten Federn ergab, daß in den Halsfedern die Färbung durch schwärzliche Körnchen bewirkt wird. Stäbchen, Ellipsoide und rundliche Formen sind nebeneinander vorhanden, doch überwiegen in den distalen Radienenden Kugeln von etwa $\frac{1}{2}$ Teilstrich Durchmesser. In den Rami des Dunenteils finden sich in dem mittleren Teil nebeneinander sehr kleine, in Reihen angeordnete, dunkelbraune Kugeln und große, schwarze Kugeln von etwa 1 Teilstrich Durchmesser. Zwischen beiden Formen kommen alle Übergänge vor.

In der Außenfahne der Schwungfedern sind die Rami im proximalen Teil sehr feinkörnig pigmentiert. Die Kugeln und kleinen Ellipsoide haben die Größe des rotbraunen Pigments der roten Sussex (unter $\frac{1}{2}$ Teilstrich). Nur vereinzelt finden sich Gruppen von einigen Stäbchen. In den Radien finden sich hier schwarze Pigmentkugeln von bis zu $\frac{1}{2}$ Teilstrich Durchmesser und an den Einmündungsstellen in die Rami zuweilen Stäbchen, Ellipsoide und Übergangsformen. Im distalen Teil sind wie in der Innenfahne Stäbchen, Ellipsoide und Kugeln von annähernd 1 Teilstrich Durchmesser vorhanden.

In den Schwanzfedern herrschen dunkelbraune bis schwarze Ellipsoide und Kugeln vor, doch finden sich daneben auch wohl ausgebildete Stäbchen von etwa 1 Teilstrich Länge.

d) Cröllwitz.

Die Cröllwitz-Rasse enthält viel Orpington-Blut. Die Farbe gleicht, besonders beim Hahn, der der gelben Orpington fast völlig. Es ist bei gutgefärbten Tieren ein reines, überall gleichmäßiges Gelb, das auch das Untergefieder umfaßt. Häufig finden sich jedoch, besonders bei älteren Tieren, auch blaßgelbe, nahezu unpigmentierte Federn vor allem kurz vor der Mauser. Schwung- und Schwanzfedern sind meist schwarz gefleckt.

Das gelbe Pigment der Cröllwitz-Rasse ist sehr feinkörnig bis diffus. Die Form ist nicht so regelmäßig kugelig wie bei Sussex. Sehr häufig sind Pigmentverschmelzungen und unregelmäßige Pigmentformen. Bei dichter Lagerung des Pigments, besonders im distalen Teil der Hakenradien, doch auch an anderen stark pigmentierten Stellen der Feder erscheint das Pigment in der Mitte der Radiuszellen zu

Paketen zusammengeballt. Stets ist bei stärkerer Pigmentierung auch die umgebende Hornmasse diffus gelb gefärbt.

Dunkelpigmentierte Stellen der Schwung- und Schwanzfedern weisen ein schmutzigbraunes bis dunkelbraunes Pigment auf. In der Form finden sich alle Übergänge von Kügelchen zu Ellipsoiden und Stäbchen von etwa 1 Teilstrich Länge. Unregelmäßige, kugelige Formen herrschen besonders in den Schwanzfedern vor. Eine scharfe Scheidung zwischen gelbem und braunem Pigment ist nicht immer durchführbar.

Eine eigenartige Erscheinung, die ich nur bei der Cröllwitz-Rasse gefunden habe, mag im Anschluß an diese Betrachtungen noch Erwähnung finden. Untersucht man den gelblich bis nahezu ungefärbt erscheinenden Dunenteil der Federn, so erscheinen bei der zu

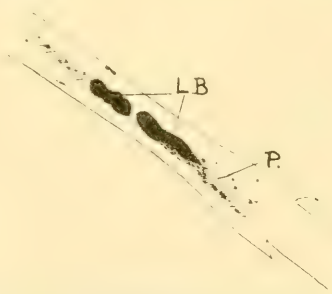


Fig. 36. Dunenradius aus der Rückenfeder einer Cröllwitz-♀ mit Pigment und Luftblasen. Komp. Ok. 12 Zeiß Hom. Ölimmersion 1/12.

diesen Untersuchungen stets benötigten starken Vergrößerung die Dunenrami und vor allem die Radien ziemlich stark glänzend schwarz pigmentiert. Häufig treten in den Radien zentral-gelagert unregelmäßige, glänzend schwarze bis dunkelbraune Bildungen und alle Übergänge zu kleinen, schwarzen Kügelchen auf, die durchaus den Eindruck von Pigmentkörnern und Pigmentverschmelzungen machen (Fig. 36). Durch Kochen der Federn mit destilliertem Wasser kann man sich leicht überzeugen, daß das scheinbar schwarze Pigment eingeschlossene, große und kleine Luftblasen sind, die infolge totaler Reflexion schwarz erscheinen. Kleine, kugelige, schwarze Luftbläschen finden sich nicht selten auch in den Radien der geschlossenen Federfahne. Besonders bemerkenswert ist, daß in stark pigmentierten Dunenradien anstelle der Luftblasen

sich bräunliche Pigmentverschmelzungen und gelbliche bis bräunliche Pigmentkügelchen finden.

e) Plymouth und Minorka.

Einige Federn wurden untersucht von gestreiften Plymouth-Rocks und schwarzen Minorkas. Für Plymouth sind charakteristisch häufige Pigmentverschmelzungen und -ballungen, die in den Rami nicht selten den Hohlraum einzelner Markzellen vollkommen ausfüllen (Fig. 37). Das schwarze Pigment der beiden Rassen zeigt denselben Typus wie die bisher untersuchten dunklen Pigmente. Konstanz der Form ist auch hier nicht vorhanden. Es finden sich bei Plymouth nebeneinander ellipsoide, wetzsteinförmige und kugelige Körner, bei Minorka kurze Stäbchen bzw. ellipsoide Formen und Übergänge zu kugeligen Pigmentkörnern. Die Farbe ist ein dunkles Braun, das alle Übergänge zu Schwarz zeigt.

4. Ergebnisse.

Zusammenfassend kann über die Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen folgendes gesagt werden:

1. Die Schillerfarben der Hühnerfedern sind wahrscheinlich Farben dünner Blättchen.

2. Das Pigment der dunkelbraunen und schwarzen Federn und Federstellen sämtlicher untersuchter Rassen ist vorwiegend stäbchenförmig bis ellipsoid, das der roten und rotbraunen Federn und Federstellen überwiegend feinkörnig, das der gelben unregelmäßig geballt, sehr feinkörnig bis diffus. Die Größe der Pigmentkörner nimmt ab von den dunkelbraunen und schwarzen Stäbchen und Ellipsoiden ($1\frac{1}{2}$ bis 1 Teilstrich) bis zu dem diffusen, gelben Pigment.

3. Bei *Bankiva* ist eine Scheidung zwischen zwei getrennten Pigmentreihen, wie sie Spöttel z. B. für Tauben in den Reihen: schmutziggelblich (Primulin O_3)¹⁾ → bräunlich (Dianilorange D) → dunkelbräunlich (Dianilorange N_3) → schokoladenbraun bis schwärzlich

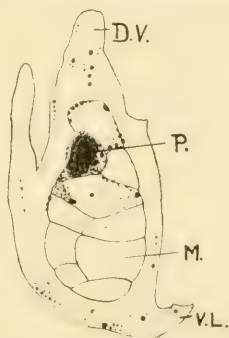


Fig. 37. Pigmentballungen in den Markzellen einer Rückenfeder einer Plymouth-♀.
Ok. 2 Leitz 9.

¹⁾ Farbenskala der Höchster Farbwerke 1912.

und goldgelb → chrysodinfarbig → rostbraun → dunkelrotbraun aufgestellt hat, vollkommen unmöglich. Für *Gallus bankiva* lassen sich die vorkommenden Farben- und Formübergänge vielmehr in folgendem Schema darstellen:

♀:	1.	Form	diffus feinkörnig geballt	kugelig länglich	kugelig	—
		Farbe	hellgelb	→ blaßrotgelb (hellrotbraun)	→ rostfarbig (rötlichbraun)	—
	2.	Farbe	schmutziggelb (blasses Graugelb)	→ schmutziggelb- braun	→ braun	→ schwarzbraun
		Form	Stäbchen	Stäbchen Ellipsoide rundliche Formen	Stäbchen Ellipsoide rundliche Formen	rundliche Formen ¹⁾ (vereinzelt)
	1.	Farbe	hellgelb	→ hellrotbraun	→ rostfarbig	→ rotbraun
		Farbe	schmutziggelb	→ gelbbraun	→ schokoladen- braun	→ schwärzlich
♂:	1.	Form	diffus, feinkugelig auch unregelmäßig	kugelig	kugelig	kugelig
		Farbe	hellgelb	→ hellrotbraun	→ rostfarbig	→ rotbraun
	2.	Form	Stäbchen	Stäbchen Ellipsoide rundliche Formen	Stäbchen, Ellipsoide rundliche Formen	
		Farbe	schmutziggelb	→ gelbbraun	→ schokoladen- braun	→ schwärzlich
	1.	Farbe	hellgelb	→ hellrotbraun	→ rostfarbig	→ rotbraun
		Farbe	schmutziggelb	→ gelbbraun	→ schokoladen- braun	→ schwärzlich

Eine genauere Betrachtung dieser Tabellen zeigt uns, daß beim Hahn und bei der Henne im wesentlichen dieselben Farbtöne vorkommen, mit Ausnahme eines ausgesprochen rötlichbraunen Pigments, das dem Hahn allein eigen ist. Die verschiedenen Farbtöne lassen sich zwar bei Henne und Hahn zu zwei Farbreihen anordnen, deren einzelne Komponenten in einander übergehen, aber diese Reihen laufen nicht getrennt neben einander her, sondern es finden sich auch stets alle Übergänge zwischen den entsprechenden Farbtönen der beiden Reihen. Dabei erfolgt dieser Übergang bei den gesättigten Farben meist in der Weise, daß an den Übergangsstellen zuerst die kugeligen Formen in der zweiten Reihe überwiegen und sich dann auch der Farbton ändert.

¹⁾ Distale Rami- und Radienenden des proximalen Teils der Brustfedern der *Bankiva*-Henne.

Bei den blassen Farben der Henne fanden sich Übergänge auch in der Weise, daß das blasser Rotgelb der ersten Reihe unbestimmte, längliche Pigmentformen zeigte.

4. Rebhuhnfarbige Italiener-♂ und ♀ zeigen in der Form dieselben Verhältnisse wie *Bankiva*, doch sind die Farbunterschiede zwischen den beiden Reihen schon etwas größer und die Übergänge nicht mehr so gleitend wie bei *Bankiva*. Besonders an den Übergangsstellen zu den rostbraunen bis rotbraunen Teilen der Flügeldeck- und Schwungfedern des Hahnes ist es häufig schwer zu entscheiden, ob noch ein Übergang stattfindet, oder das eine Pigment durch ein anderes überlagert und allmählich verdrängt wird.

5. Bei den roten Sussex herrscht der Eindruck einer Überlagerung der Pigmente der ersten Reihe durch die der zweiten Reihe an den Übergangsstellen vor. In der Farbe zwischen beiden Reihen vermittelnde Pigmentkörner sind seltener. Zwischen dem in den schwarzen Schwanzfedern und teilweise auch in den Schwungfedern auftretenden kugeligen, schwarzen Pigment und dem feinkörnigen, rotbraunen konnten Farbübergänge nie beobachtet werden.

6. Besonders scharf ist die Scheidung bei den roten Rhodeländern. Hellrotbraunes, feinkörniges Pigment und stäbchenförmiges, ellipsoides bis kugeliges, schwarzes Pigment stehen scharf einander gegenüber.

7. Bei der Cröllwitz-Rasse ist die Scheidung gleichfalls eine ziemlich scharfe. Da jedoch die frischen, rotbraunen Farbtöne fehlen und an ihre Stelle ein stumpfes Gelb bis gelbliches Hellbraun getreten ist, ist der Farbunterschied bei weitem nicht so deutlich wie bei Sussex und Rhodeländern.

8. Die Hakenradien sind stets stärker pigmentiert als die Bogenradien. In den Bogenradien sind die dorsalen Umbiegungen am stärksten pigmentiert. Die Zellgrenzen der Radiuszellen sind bei schwächerer Pigmentierung meist pigmentfrei. Bei Cröllwitz sind sie überhaupt nur bei stärkerer Pigmentierung erkennbar. Die roten und rotbraunen Pigmentkörnerchen sind meist in perlschnurartigen Reihen angeordnet. Auch die Längsachse der Stäbchen und Ellipsoide ist in der Regel parallel der Achse des Ramus bzw. Radius, nur an den Einmündungsstellen der Radien in den Ramus und um die verhornten Zellkerne herum ist die Lagerung durchaus unregelmäßig.

In den auf Druck beanspruchten Federn sind die Pigmentkörner im Schaft möglichst weit nach außen verlagert. Die dorsale Seite ist in der Mehrzahl der Fälle stärker pigmentiert als die ventrale. Bei

nicht auf Druck beanspruchten Federn ist das Pigment entweder ziemlich gleichmäßig in der Hornrinde verteilt oder sogar möglichst zentral gelagert. Bei stärkerer Pigmentierung sind die Pigmentkörner in „Niveauflächen“ parallel dem Schaft- bzw. Ramusumfang angeordnet.

II. Vergleichende Untersuchungen über das chemische Verhalten der Pigmente.

1. Fragestellung und geschichtlicher Überblick.

Alle chemischen Untersuchungen der Federpigmente sind recht unsicher und ihre Resultate können nur mit größter Vorsicht verwertet werden, solange die chemische Konstitution dieser Farbstoffe nicht oder doch nicht genügend bekannt ist. Die folgenden Untersuchungen sollen daher auch keinen Beitrag zur qualitativen oder quantitativen Analyse dieser Pigmente liefern. Da es sich im wesentlichen nur um Vergleichsreaktionen handelt, ist auch die Frage, ob das Farbstoffmolekül von den angewandten Reagentien angegriffen und abgebaut wird, nur von untergeordneter Bedeutung.

Um die von mir angewandte Methode verständlich zu machen und die Fragestellung noch etwas genauer präzisieren zu können, sei es mir gestattet, an dieser Stelle einen geschichtlichen Überblick über die für das Verständnis des folgenden wichtigsten Untersuchungen der Melanine einzufügen.

Nach der bis zum Anfang dieses Jahrhunderts herrschenden Ansicht sind die Melanine sehr widerstandsfähig gegen alle chemischen Agentien. Ich verweise in dieser Beziehung nur auf die Angaben von Spiegler, Fürth und Jerusalem und Hoppe-Seiler. Es scheint diesen Autoren entgangen zu sein, daß schon Krukenberg gewisse in Alkalien leicht lösliche Melanine gefunden hat. Allerdings tritt bei ihm der Unterschied zwischen löslichen und unlöslichen Melaninen nicht scharf hervor. Er führt für die alkalilöslichen Pigmente besondere Namen ein und nennt das auch nach Ansicht Pauls¹⁾ hierher zu zählende rotbraune Pigment der Paradiesvögel *Pseudozoorubin*, das der Bananenfresser *Turacobraunin*. Er gibt jedoch auch sonst noch an verschiedenen Stellen an, daß er alkalische Lösungen von gelbbraunen und rotbraunen Farbstoffen erhalten habe. Unabhängig von Krukenberg untersuchte neuerdings Gortner den Einfluß von Alkalien auf Melanin. Da auch die chemischen

¹⁾ Unveröffentlichte Arbeit über „Die Farben der Tiere“.

Untersuchungen Spöttels und Lloyd-Jones auf den Arbeiten Gortners fußen, erscheint es mir unumgänglich notwendig, hier auf diese Abhandlungen etwas näher einzugehen.

Infolge der Unterbrechung der wissenschaftlichen Beziehungen durch den Krieg, liegen mir die Gortnerschen Arbeiten leider nur bis zum Jahre 1913 vor. Von den im Literaturverzeichnis aufgeführten Abhandlungen sind für unsere Fragestellung besonders wichtig die Arbeiten: „Studies on Melanin“ I (1910c) und V (1913) sowie „On two different types of Melanin“ (1912b). In der ersten Arbeit untersuchte Gortner den Einfluß von Alkalien verschieden starker Konzentration auf Melanin. Als Material verwandte er Schafwolle von erwachsenen Bastarden *Downs* \times *Dossets*. Die Untersuchungen ergaben, daß Alkali außer in ganz schwachen Konzentrationen von 0,02% und darunter das Melanin angreift und bei längerer Einwirkung zu sehr widerstandsfähigen Endprodukten abbaut.

Ich gehe hier nur auf die Untersuchungen mit 0,2%iger Natronlauge etwas näher ein. Gortner kochte schwarze Schafwolle mit 0,2%iger Natronlauge 3 Stunden, filtrierte dann die Mischung, kochte den Rückstand weiter, filtrierte nochmals und wiederholte den Prozeß bis alle Wolle gelöst war. Er erhielt so fünf Filtrate. Die nähere Untersuchung dieser Filtrate ergab, daß stets das gelöste Pigment durch konzentrierte Salzsäure ausgefällt wurde. Die Niederschläge der Filtrate 1—3 waren jedoch in Essigsäure und Salzsäure von $\frac{1}{10}$ und darunter löslich, während 4 und 5 unlöslich waren. 1—3 ergaben ferner keine oder nur einige $\frac{1}{10}$ % Asche, die Gortner auf Verunreinigungen zurückführt, während 4 und 5 0,54% Asche ergaben. Alkalien über 0,2% bauen das säurelösliche Pigment leicht ab zu Ammoniak und Alkalisulphiden und einem in verdünnten Säuren unlöslichen Pigment. Die Analyse dieses Farbstoffs ist der des Pigments der Filtrate 4 und 5 sehr ähnlich. Überhaupt ist die Ausbeute an säurelöslichem Pigment um so größer, je mehr Sorgfalt bei der Extraktion verwandt wurde. Gortner zieht den Schluß, daß wahrscheinlich das unlösliche Pigment ein Abbauprodukt des säurelöslichen sei.

In der Abhandlung 1912b schreibt Gortner: „I have found that the pigment which is present in black wool is readily soluble in dilute sodium hydroxyde, and that is apparently a protein.“ Dieses „Melanoprotein“ enthielt nach Gortners Angaben keine Asche und kein Eisen. Nur bei nicht genügender Reinigung der Wolle blieb ein geringer weißer, wahrscheinlich Silikatrückstand. Im Gegensatz zu diesem Melano-

proteid war das Melanin schwarzer Kaninchenhaare und schwarzer Federn in 0,2% iger Natronlauge sehr unslöslich. Es ging in einigen Fällen erst nach nahezu einwöchigem Kochen in Lösung und enthielt 2—3% Asche vornehmlich Eisenoxyde. In dunkelfarbigem Pferdehaar fand Gortner beide Pigmente nebeneinander.

Diese Angaben werden in der Einleitung zu „Studies on Melanin V“ noch insofern ergänzt, als Gortner dort anführt, daß das Melanoproteid leicht von dem Keratin durch heiße, 0,2% ige Natronlauge getrennt werden kann, während das Melanin nur durch langes Kochen unter mehrmaligem Wechsel der Alkalilösung gelöst werden konnte. Die Hornsubstanz war aufgelöst, lange bevor irgend eine Lösung des Pigments stattfand. Bezüglich des „Proteids“ führt Gortner nur an, daß die Melanoproteide durch Hydrolysierung mit starken Mineralsäuren den Pigmentteil abspalten. Dieser bleibt als dunkelbraunes Pulver zurück, „while the protein residue yields the usual amino acids“.

Die vorliegenden Untersuchungen Gortners enthalten, wie aus den angeführten Auszügen ersichtlich ist, einige Unklarheiten. Gortner bezeichnet in 1912b „das“ Pigment schwarzer Schafwolle als leicht löslich, während er in seiner erstangeführten Arbeit durch mehrstündiges Kochen mit 0,2% iger Natronlauge zwei verschiedene Pigmente isoliert hat, von denen er das schwerer lösliche für ein Abbauprodukt des leichter löslichen hält. Es ist aber nicht klar, ob die späteren Versuche mit demselben Material wie die ersten ausgeführt sind. Ferner ergab die Analyse der Filtrate 1—3 zuweilen „einige 1/10% Asche,“ die der Filtrate 4 und 5, 54%. Sämtliche Filtrate wurden durch Behandlung schwarzer Schafwolle gewonnen, die also ohne Zweifel einen Ascherückstand hinterließ. Nach 1912b enthielt aber das Pigment schwarzer Schafwolle keine Asche. Unklar bleibt auch, ob das in der Arbeit 1912b beschriebene „Melanoproteid“ in kalter oder heißer verdünnter Lauge leicht löslich war.

Untersuchungen, die ich selbst an Nacken- und Kopfwolle von Somalischafen angestellt habe, ergaben, daß das schwarze Pigment von kalter 0,2% iger Kalilauge so gut wie nicht angegriffen wird. Beim Kochen war es wenig leichter löslich als das Pigment schwarzer Minorkafedern. Es verhielt sich also durchaus wie ein Melanin und nicht wie ein Melanoproteid im Sinne Gortners. Diese entgegengesetzten Befunde wären nur durch die Annahme erklärbar, daß zwischen verschiedenen Schafrassen ziemlich bedeutende Unterschiede bezüglich der Pigmentlöslichkeit bestehen.

Was die von Gortner eingeführte Bezeichnung „Melanoproteid“ angeht, so kann ich mich nur der Ansicht Pauls¹⁾ anschließen. Auch mir scheint, soweit auf Grund der spärlichen Gortnerschen Angaben ein Urteil überhaupt möglich ist, die Wahrscheinlichkeit sehr groß zu sein, daß der Proteidrest nicht ein Teil des Farbstoffmoleküls ist, sondern durch mitgerissene Lösungsprodukte des Keratins vorgetäuscht wird. Auch der mangelnde Eisengehalt der löslichen Melanine rechtfertigt nicht die von Gortner vorgenommene scharfe Scheidung, da das Sarco- und Harnmelanin trotz starken Eisengehalts in Alkalien löslich sind.

Wenn also auch die Beobachtungen Gortners und die ihnen verwandten Spöttels und Lloyd-Jones mich zu meinen Untersuchungen anregten, so möchte ich im folgenden die Frage, ob Melanin oder Melanoproteid, aus den angeführten Gründen doch ganz unberücksichtigt lassen. Untersucht soll vielmehr werden: ob und inwieweit den morphologischen Unterschieden der Form und Farbe der Pigmente, wie sie die mikroskopische Untersuchung gezeigt hat, ein verschiedenes chemisches Verhalten derselben entspricht.

2. Der Einfluß des Keratins auf die Löslichkeit der Pigmente.

Bevor ich zur Beschreibung der vergleichend chemischen Untersuchungen übergehe, möchte ich noch einige Beobachtungen über das Verhalten der Keratinsubstanz bei Anwendung verschiedener Reagentien und Färbungsmittel vorausschieken. Was die Löslichkeit des Keratins in Alkalien angeht, so konnte ich eine „vollkommene Auflösung der Keratinsubstanz lange bevor irgend eine Lösung des (schwarzen) Pigments erfolgte“ (Gortner 1913) niemals beobachten. Vielmehr erwies sich gerade bei tiefschwarzen Minorkafedern das Keratin besonders widerstandsfähig, so daß ungelöste Hornbestandteile noch vorhanden waren, als schon ein großer Teil des Pigmentes in Lösung gegangen war. Die große Widerstandsfähigkeit des Keratins dunkler Federn und Federstellen fand ich bei allen meinen Untersuchungen bestätigt. Andererseits läßt sich schon bei sehr kurzfristigem Kochen von rotbraunen und gelben Federn mit 0.2%iger Kalilauge nachweisen, daß die Hornsubstanz auch von Alkalien sehr geringer Konzentration doch angegriffen wird.

¹⁾ Unveröffentlichte Arbeit über „Die Farben der Tiere“ S. 75—76.

Schon Gadow, Spöttel und neuerdings Paul haben beobachtet, daß die Keratinsubstanz für Alkalien leicht durchdringbar ist. Es gelang mir, den Nachweis zu führen, daß diese Durchlässigkeit keine überall gleichmäßige ist, daß vielmehr der zelluläre Charakter der fertig verhornten Feder bei der Durchdringbarkeit des Keratins eine nicht unwichtige Rolle spielt. Wurden Radien des rotbraunen Teils einer Rückenfeder eines rebhuhnfarbigen Italiener- σ unter dem Mikroskop mit heißer 0,5%iger Kalilauge behandelt, so ging das Pigment einzelner Ramuszellen bedeutend schneller in Lösung als das der übrigen, so daß die Radien bei rechtzeitiger Unterbrechung der Einwirkung der Kalilauge nach Überführung im Kanadabalsam vielfach neben pigmenterfüllten Radiuszellen vollkommen pigmentfreie Zellen aufwiesen. Eine Regelmäßigkeit in der Folge der pigmentfreien und pigmenterfüllten Zellen konnte nicht erkannt werden. Dieselben Erscheinungen konnte ich auch bei gleicher Behandlung rotbrauner Federn anderer Rassen beobachten. Daß es sich bei diesen Versuchen tatsächlich um eine verschiedene Durchlässigkeit der Hornsubstanz und nicht um ungleiche Löslichkeit des Pigments in den einzelnen Radiuszellen handelt, läßt sich leicht erweisen, wenn man entsprechende Radien mit schwacher Thioninlösung wenig erwärmt. Wird die Färbung rechtzeitig unterbrochen, so zeigt sich, daß auch in diesem Falle einige Radiuszellen sehr stark tingiert sind, während andere die Farbe überhaupt nicht aufgenommen haben.

Noch einige weitere Untersuchungen, die zu ähnlichen Ergebnissen führten, möchte ich hier beschreiben. Zu diesen Versuchen verwandte ich die radienlosen Ramienden des rotbraunen Teils derselben Federn. Färbt man diese kurze Zeit in wässriger Eosinlösung, so treten die sonst nicht sichtbaren Zellen der Rami dadurch hervor, daß die Zellwände das Eosin aufnehmen, während das Zell-Lumen ungefärbt bleibt. Diese differente Färbung beobachtete ich nach 15 Minuten. Bei längerer Einwirkung tritt eine ganz allmähliche Rotfärbung auch des Zellinhaltes ein, doch konnten noch nach 5 Stunden die einzelnen Zellen im proximalen Teil der Rami deutlich erkannt werden. Bei Erwärmung fand sofort eine gleichmäßige Färbung statt.

Die besprochenen Versuche zeigen erneut, daß sich mit geeigneten Färbungsmethoden auch die verschiedensten Strukturen der scheinbar homogenen Hornsubstanz nachweisen lassen. Doch abgesehen davon sind sie meiner Ansicht nach besonders deshalb nicht unwichtig, weil sie den Nachweis erbringen, daß die Löslichkeit des Pigments, wenigstens

bis zu einem gewissen Grade von dem Verhalten der umgebenden Hornsubstanz abhängig sein muß. Genauere vergleichende Lösungsversuche sind unter dem Mikroskop aus diesem Grunde auch nicht durchführbar. Vielmehr ist bei allen derartigen Untersuchungen, wenigstens in der Kälte, eine längere Einwirkung des Lösungsmittels unbedingt erforderlich.

3. Die Löslichkeit der Federpigmente in Alkalien verschiedener Konzentration.

Ehe ich zu den Versuchen über die Löslichkeit der Pigmente in Alkalien verschiedener Konzentration übergehe, sei erwähnt, daß alle untersuchten Federfarbstoffe der Hühner unlöslich in Wasser und den verschiedensten Narkotika waren, so daß wir sie sämtlich der Gruppe der Melanine zurechnen können.

Voruntersuchungen wurden zunächst angestellt mit rotbraunen und schwarzen Federn und Federteilen der verschiedensten Federn von roten Sussex. Stücke der Federfahne wurden mit 2%iger Kalilauge oder Natronlauge im Reagenzglas erhitzt und kurze Zeit gekocht. Es zeigte sich, daß die Pigmente der rotbraunen Federn und Federteile schon nach kurzer Zeit in Lösung gingen. Es entstand eine klare, je nach der Konzentration hell- bis dunkelrotbraune Lösung. Wurden die so behandelten Teile der Federfahne nach gründlichem Auswaschen durch die Alkoholreihe in Xylol und Kanadabalsam überführt, so ergab die mikroskopische Untersuchung, daß alles körnige Pigment der Rami und Radien gelöst war. Die Hornsubstanz erschien meist etwas geschrumpft und bis auf einen in den dickeren proximalen Teilen der Rami zurückgebliebenen schwach gelblichen bis rötlichen Schein vollkommen farblos. Wurden dunkelbraune bis schwarze Federteile ganz entsprechend behandelt, so blieb das Lösungsmittel bis auf einen ganz schwachen, gelblichen Schein ungefärbt. Die mikroskopische Untersuchung der so behandelten Federn ließ keine Veränderung gegenüber den ohne Behandlung mit Kalilauge in Kanadabalsam eingebetteten erkennen. Wurden Federteile gekocht, die nebeneinander rotbraunes und dunkelbraunes Pigment enthielten, so wurde ebenfalls das rotbraune gelöst und die dunkelbraunen bis schwärzlichen Körner blieben erhalten. Dieselben Versuche wurden auch in der Form ausgeführt, daß dünnen Schnitten durch die Rami und Radien oder einzelnen mit dem Skalpell abgeschabten Radien unter dem Mikroskop heiße 2%ige Kalilauge zugesetzt wurde. Bei Untersuchung mit Ölimmersion wurde zur Auf-

hellung des Bildes die Kalilauge meist mit Glyzerin vermischt angewandt. Dabei zeigte sich, daß die rotbraunen Pigmentkörnchen nach kurzer Zeit ihre bestimmte Form verloren, verquollen und schließlich ganz in Lösung gingen. Die dunkelbraunen bis schwarzen blieben auch bei mehrstündiger Einwirkung der Kalilauge unverändert.

Ich habe dann größere Mengen roter Sussexfedern einige Zeit mit 2%iger Kalilauge gekocht und die so erhaltene dunkelrotbraune Lösung mit dem Bunsen-Kirchhoff'schen Spektralapparat untersucht. Das Skalenrohr wurde mit einer Kohlenfadenlampe beleuchtet. Die Farbstofflösung wurde in schmalen, planparallelen Glaströgen vor dem Spaltrohr aufgestellt. Bei Verwendung dünner Flüssigkeitsschichten konnte überhaupt keine deutliche Absorption beobachtet werden. Wurden stärkere Konzentrationen der Lösung oder dickere Flüssigkeitsschichten benutzt, so wurde der größte Teil der kurzwelligen Strahlen des Spektrums absorbiert. Die Stärke der Absorption wechselte mit der Stärke der Konzentration der Lösung bzw. der Dicke der verwandten Flüssigkeitsschichten. Ein charakteristisches Absorptionsspektrum konnte nicht beobachtet werden; die Versuche wurden deshalb auch nicht weiter fortgesetzt.

Bei Behandlung der Sussexfedern mit konzentrierter heißer 35%iger Kalilauge wurde die Hornsubstanz schon nach kurzer Einwirkung scharf angegriffen. Die schwarzen bis braunen Federn ergaben eine trübe, bräunliche Lösung und einen starken Rückstand ungelösten Pigments. Die Lösung des rotbraunen Farbstoffs erfolgt allem Anschein nach etwas schwerer als bei Anwendung verdünnter Lauge. Da jedoch bei Verwendung so starker Reagentien Quellungserscheinungen und sonstige plötzlich eintretende Zersetzungen des Keratins eine nicht unbedeutende Rolle spielen können, glaube ich hier keine sichere Entscheidung treffen zu dürfen. Untersuchungen mit Federn der Cröllwitz-Rasse führten zu ganz ähnlichen Ergebnissen.

Zu den Vergleichsreaktionen wurden vorwiegend Teile der besonders stark pigmentierten Schwungfedern von Minorka, Sussex, Rhodeländern, Cröllwitz, rebhuhufarbigem Italienern und *Bankiva* benutzt. Es wurde zunächst auch mit 2%iger Kalilauge gearbeitet. Entsprechende Teile der Innenfahne einer Armschwinge von Minorka-♂, Cröllwitz-♀, Italiener-♂ und *Bankiva*-♂ wurden im Reagenzglas je einen Augenblick mit gleichen Mengen 2%iger Kalilauge erhitzt und aufgekocht. Die Totalfarbe der verwandten Federteile war bei den ersten drei Rassen schwarz bis schwarzbraun, bei *Bankiva* dunkelbraun.

Es zeigte sich, daß das Lösungsmittel bei Minorka und Cröllwitz nahezu ungefärbt blieb. Bei rebhuhnfarbigen Italienern trat eine schwache Gelbfärbung ein, während das Lösungsmittel der *Bankiva*-Federteile deutlich braun gefärbt wurde. Ich ließ die Lösungen mit den Federteilen dann erkalten. Die Farbunterschiede blieben erhalten. Sie glichen sich ganz allmählich aus und erst nach etwa 8tägiger Einwirkung der Kalilauge waren sämtliche Lösungen gleichmäßig braun gefärbt.

Wurden Teile der braunen Innenfahne einer Armschwinge der *Bankiva*-♀ und entsprechende ebenfalls braune Federteile der Schwungfeder einer Italiener-♀ kurze Zeit mit 2%iger Kalilauge aufgekocht, so war das Lösungsmittel der *Bankiva*federn ebenfalls dunkler gefärbt als das der Federn der Italiener-♀. Der gleiche Versuch wurde angestellt mit Dunenteilen von braunen Rückenfedern der *Bankiva*-♀ und Dunenteilen von Rückenfedern einer besonders hellen und einer sehr dunklen Italiener-♀. Auch in diesem Falle war das Lösungsmittel der *Bankiva*federn am stärksten, das der dunklen Italienerfedern am schwächsten gefärbt, während die hellen Italienerfedern eine Mittelstellung einnahmen. Der Unterschied war nicht so stark wie bei den bisherigen Versuchen, aber doch noch deutlich erkennbar, obgleich ich um etwa vorhandene Unterschiede in der Stärke der Pigmentierung zu eliminieren, etwas mehr Italienerfedern als *Bankiva*federn verwandte. Dieses abweichende Verhalten des Farbstoffes von *Bankiva* konnte beruhen entweder auf einer Mischung eines leichtlöslichen Pigments, das dem rotbraunen Farbstoffen von Sussex entsprechen würde, mit einem schwer bis unlöslichen Pigment oder aber auf einer leichteren Löslichkeit des gesamten in den Federn von *Bankiva* abgelagerten Pigments.

Um diese Frage zu entscheiden, wurden unbehandelte Teile derselben Armschwingen vom *Bankiva*-♂ nochmals mikroskopisch untersucht. Das mikroskopische Bild gab keinen Anhalt für das Vorhandensein zweier verschiedener Pigmentarten. Das Pigment erscheint gelbbraun, proximal stäbchenförmig, distal mehr rundlich aber einheitlich.

Die mikroskopische Untersuchung der mit 2%iger Kalilauge einen Augenblick gekochten Teile läßt nach Überführung in Kanadabalsam ebenfalls das Verschwinden einzelner Körner nicht erkennen. Eine sichere Entscheidung, ob alle Pigmentkörner nach der Behandlung noch vorhanden sind, ist allerdings infolge der dichten Lagerung derselben nicht möglich. Ein Kontrollversuch, bei dem entsprechende Federteile längere Zeit unter dem Mikroskop mit heißer 2%iger Kali-

lange behandelt wurden, ließ eine Lösung einzelner Körner auch nicht erkennen, während bei rotbraunen Pigmentkörnern diese Lösung, wie schon erwähnt wurde, sich verfolgen läßt.

Ich kochte dann gleiche Mengen des rotbraunen Teils der Außenfahne einer Armschwinge des *Bankiva*-♂ und des braunen Teils der Innenfahne derselben Feder 5 Minuten unter Zusatz gleicher Mengen 2%iger Kalilauge. Die rotbraunen Federteile enthalten, wie die mikroskopische Untersuchung gezeigt hat, in dichter Lagerung ein feinkörniges, gelbliches bis rötlichbraunes Pigment, das dem Sussexpigment ähnlich ist und auch ähnliche Lösungsverhältnisse zeigt. Wenn also in den braunen Federteilen ein leichter lösliches Pigment nur zwischen unlöslichen Pigmentkörnern eingelagert wäre, so hätte aller Wahrscheinlichkeit nach das Lösungsmittel der rotbraunen Federteile dunkler gefärbt sein müssen, als das der braunen Teile, da naturgemäß bei annähernd gleichstarker Pigmentierung beider Federteile in den braunen Federästen weniger lösliches Pigment vorhanden sein kann als in den rotbraunen, die nur lösliches Pigment enthalten. Das Gegenteil trat ein, das Lösungsmittel der braunen Federteile war dunkler gefärbt als das der rotbraunen. Wurden gelbe Teile einer Armschwinge von Cröllwitz ebenso behandelt, so erhielt ich eine Farbenreihe der Lösungsmittel.

Cröllwitz (gelb)	<i>Bankiva</i> (rostfarbig)	<i>Bankiva</i> (braun)
<div style="display: flex; align-items: center; justify-content: space-around;"> gelbbraun → rotbraun → dunkelrotbraun bis schokoladenbraun </div>		

Schwarze Teile einer Armschwinge der Cröllwitz-♀ gaben ebenso behandelt nur eine hellbräunliche trübe Lösung ohne rötlichen Ton und einen starken Rückstand.

Aus den bisherigen Untersuchungen geht m. A. nach schon mit ziemlicher Sicherheit hervor, daß das dunkle Pigment von *Bankiva* in verdünnten Alkalien leichter löslich ist als die entsprechenden Pigmente bei Minorka, Cröllwitz und Sussex. Die rebhuhnfarbigen Italiener nehmen eine Mittelstellung ein.

Das Ergebnis dieser Versuche wurde bestätigt durch weitere Untersuchungen mit Kalilauge geringerer Konzentration. Bei 12—24stündiger Einwirkung löst $\frac{1}{2}\%$ ige Kalilauge schon bei Zimmertemperatur einen

Teil des braunen Pigments der Innenfahne der Armschwingen des *Bankiva*-♂. Nach $\frac{1}{2}$ stündigem Kochen entsprechender Federteile im Reagenzglas und sukzessivem Zusatz $\frac{1}{2}$ °iger Kalilauge geht alles Pigment in Lösung. Auch die Keratinsubstanz löst sich vollkommen auf, und es entsteht eine klare, braune Lösung, in der auch bei mikroskopischer Untersuchung keine Pigmentkörner mehr zu erkennen sind. Zum Vergleich wurden Stücke der Federfahne einer Schwungfeder der Minorka-♀ ebenso behandelt. Ich erhielt eine schmutzig rotbraune Lösung und einen starken ungelösten Rückstand, der teils aus ungelösten isolierten Pigmentkörnern, teils aus kleinen Radianteilen mit eingeschlossenen Pigmentkörnern bestand.

Da nach Gortners Angaben Laugen, deren Konzentration 0,2° übersteigt, nicht ohne Einfluß auf die Zusammensetzung des Pigmentmoleküls sind, wurde ferner die Einwirkung 0,2°iger Kalilauge auf die braunen bis schwarzen und gelben, roten bis rotbraunen Pigmente der verschiedenen Rassen geprüft.

Zur Untersuchung der braunen Pigmente wurden mit der gleichen Menge 0,2°iger Kalilauge im Reagenzglas kalt angesetzt gleiche große Teile einer schwarzen Schwungfeder der Minorka-♀, ferner einer braunen Schwungfeder einer Italiener-♀, einer *Bankiva*-♀, eines *Bankiva*-♂, hellbrauner Brustfedern einer Italiener-♀ und einer dunkelbraunen Schwanzfeder eines *Bankiva*-♂. Nach etwa 24stündiger Einwirkung war das Lösungsmittel der Minorka-Federteile noch vollkommen farblos, während die übrigen Lösungen eine schwache Gelbfärbung zeigten. Die Gelbfärbung war am geringsten bei dem Lösungsmittel der Schwungfedern der Italiener-♀ und nahm in der angegebenen Reihenfolge zu. Nach längerer als 48stündiger Einwirkung trat keine Änderung mehr ein. Die beschriebenen Unterschiede waren noch nach 12 Tagen deutlich erkennbar. Die behandelten Federteile der Schwungfeder der Minorka-♀ und des *Bankiva*-♂ wurden dann unter sukzessivem Zusatz 0,2°iger Kalilauge im Reagenzglas $\frac{1}{2}$ Stunde gekocht. Ich erhielt bei Minorka eine ganz schwache Gelbfärbung des Lösungsmittels und einen starken ungelösten Pigmentrückstand. *Bankiva* ergab eine dunkelbraune Lösung und einen geringen Pigmentrückstand. Die Farbe der Lösung war der sehr ähnlich, die ich bei $\frac{1}{2}$ stündigem Kochen der Minorka-Schwungfeder mit $\frac{1}{2}$ °iger Kalilauge erhielt. Nach einstündigem Kochen war kaum ein Unterschied zu bemerken. Die übrigen *Bankiva*-Federn verhielten sich sehr ähnlich. Die Italiener nahmen wieder eine Mittelstellung zwischen Minorka und *Bankiva* ein.

Um die roten bis rotbraunen und die gelben Pigmente der untersuchten Rassen in bezug auf ihre Löslichkeit vergleichend zu prüfen, wurden in Reagenzgläsern gleiche Mengen rotbrauner und gelber Schwungfedern bzw. rotbrauner Schwungfederteile vom Rhodeländer-♂, Sussex-♂, Cröllwitz-♂, Italiener-♂ und *Bankiva*-♂ mit gleichen Mengen kalter 0,2%iger Kalilauge versetzt. Es ergab sich, daß Rhodeländer, Sussex und Cröllwitz schon nach einer halben Stunde das Lösungsmittel deutlich gelb färbten, während in den übrigen Gläsern noch keine Färbung zu erkennen war. Nach einem halben Tage war in den ersten drei Gläsern das Lösungsmittel gelbbrot gefärbt, während das der rotbraunen Schwungfederteile des Italiener-♂ nur schwach gelb und das derselben Teile des *Bankiva*-♂ nahezu ungefärbt war. Nach 24 Stunden waren diese Unterschiede bei geringer gleichmäßiger Zunahme der Färbung noch zu erkennen. Wurden die schwächer gefärbten Lösungen je nach der Intensität der Färbung $\frac{1}{2}$ Minute bis 2 Minuten erhitzt, so nahmen sie dieselbe intensive Farbe wie die übrigen an.

Die Ergebnisse der bisherigen vergleichend chemischen Untersuchungen zeigen, daß diejenigen Pigmente sich hinsichtlich ihrer Löslichkeit am verschiedensten verhalten, die sich auch morphologisch in Form und Farbe am meisten unterscheiden. Die folgenden Angaben über die Prüfung des Eisengehalts der Pigmente lassen es sehr wahrscheinlich erscheinen, daß wenigstens hinsichtlich des Eisengehalts auch zwischen den Pigmenten der schwarzen Federn einerseits und der rotbraunen und gelben andererseits nur relative Unterschiede bestehen.

4. Bemerkungen über den Eisengehalt der Pigmente.

Bezüglich des Eisengehalts der verschiedenen Pigmente war es mir leider infolge der augenblicklichen Schwierigkeit der Materialbeschaffung und der Unmöglichkeit, vollkommen eisenfreie Salzsäure zu bekommen, nicht möglich, zu einem abschließenden Resultat zu gelangen. Eine spätere Nachprüfung dieser vorläufigen Ergebnisse scheint daher unumgänglich notwendig zu sein.

Die Versuche wurden in der Weise angestellt, daß größere Mengen rein schwarzer bzw. rein rotbrauner und gelber Federn, um etwaige äußere Eisenverunreinigungen zu eliminieren, mit destilliertem Wasser gekocht wurden. Um Verunreinigungen durch den Eisengehalt des Hämoglobins etwa noch im Spulenteil der frisch gerupften Federn vorhandener Blutkörperchen zu vermeiden, verwandte ich nur die distalen

Teile der Federfahnen. Das Waschwasser zeigte keinen merklichen Eisengehalt. Die Federn wurden dann getrocknet und verbrannt. Hierbei gaben gleiche Mengen roter bzw. gelber Federn größere Aschenmengen als die schwarzen. Ich verwandte daher bei den folgenden Untersuchungen auch stets entsprechend mehr Asche gelber und roter Federn als schwarzer. Geringe Mengen der so erhaltenen Asche kochte ich kurze Zeit im Reagenzglas sowohl mit konzentrierter, als auch mit verdünnter Salzsäure. Die Lösungen wurden vom Ascherückstand abgegossen und Teile derselben mit Rhodanammonium- bzw. Ferrocyankaliumlösung versetzt. Die salzsaure Lösung der Asche schwarzer Federn zeigte stets starke Eisenreaktion (Rotfärbung bei Rhodanammonium, bzw. Blaufärbung bei Ferrocyankalium). Die Lösung roter und gelber Federn ließ nur eine sehr schwache Eisenreaktion erkennen, doch war regelmäßig die Reaktion bei Verwendung rotbrauner Federn etwas stärker als bei Verwendung gelber Federn. Besonders deutlich wird dieser Unterschied, wenn verdünnte Salzsäure längere Zeit (1 bis 2 Wochen) auf die Asche roter bzw. gelber Federn eingewirkt hat. Die salzsaure Lösung der roten Federn läßt dann auf Zusatz von Rhodanammonium eine sehr deutliche Rosafärbung erkennen, während die gelber Federn nahezu ungefärbt bleibt. Ich halte es daher für sehr wahrscheinlich, daß das rote Pigment, wenn auch in bedeutend geringerem Maße als das schwarze, eisenhaltig ist, und nur das gelbe gänzlich oder doch nahezu eisenfrei ist. Völlige Sicherheit können erst eingehendere Untersuchungen mit vollkommen reinen Reagentien geben, da es doch nicht ausgeschlossen ist, daß diese geringen Reaktionen auf den Eisengehalt der Salzsäure zurückzuführen sind. Möglicherweise könnten auch geringe, mikroskopisch nicht wahrnehmbare Mengen dunklen Pigments in den roten und gelben Federn die Ursache der schwachen Eisenreaktion sein. Wichtig wäre es auch, festzustellen, ob die dunkelrotbraunen, in kalter 0,2%iger Kalilauge verhältnismäßig schwer löslichen Pigmente des *Bankiva*-♂ vielleicht eine stärkere Eisenreaktion zeigen, eine Untersuchung, die ich leider aus Mangel an Material nicht anstellen konnte. Sicher scheint mir nur, daß die Asche schwarzer Federn, wie auch schon Gortner nachgewiesen hat, ziemlich stark eisenhaltig ist.

5. Ergebnisse.

Die wichtigsten Ergebnisse dieses Abschnitts meiner Arbeit möchte ich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Die Hornsubstanz der Federn zeigt entsprechend ihrem zellulären Charakter ungleichmäßige Durchlässigkeit für Lösungs- und Färbungsmittel häufig in demselben Radius. Ihre Löslichkeit in Alkalien ist verschieden bei schwarzen und roten bzw. gelben Federn.

2. Die Federpigmente der untersuchten Hühnerrassen sind Melanine. Sie sind unlöslich im Wasser und den Lösungsmitteln der Lipochrome.

3. Die gelben, gelbroten und rotbraunen Pigmente sind in verdünnten Laugen von 2%iger und geringerer Konzentration leichter löslich als die braunen, dunkelbraunen und schwarzen.

4. Bezüglich der Löslichkeit der beiden Farbenreihen bestehen Unterschiede zwischen der Stammform unserer Haushuhnrasen, *Gallus bankiva* und den hochgezüchteten Farbenrasen.

5. Die dunklen Pigmente von *Bankiva* sind leichter löslich als die entsprechenden Farbstoffe der reinen Farbenrasen. Die rötlich-braunen Pigmente von *Bankiva* sind schwerer löslich als dieselben Pigmente der untersuchten Zuchtrasen.

6. Die mikroskopischen und chemischen Befunde decken sich. Dem geringeren morphologischen Unterschied der Pigmente bei *Bankiva* entspricht auch ein geringerer Löslichkeitsunterschied. Desgleichen sind die morphologisch verschiedensten Pigmente der reinen Farbenrasen auch in ihrer Löslichkeit sehr verschieden.

7. Die Pigmente der rebhuhufarbigem Italiener nehmen ebenso wie im morphologischen, so auch in ihrem chemischen Verhalten eine Mittelstellung ein zwischen denen von *Bankiva* und denen der einfarbigen Rassen.

8. Bezüglich des Eisengehalts kann noch kein abschließendes Urteil gefällt werden. Sicher ist, daß die schwarzen Pigmente eisenhaltig sind. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch die roten Pigmente wenigstens im geringen Maße Eisen enthalten.

9. Die Gortnersche Scheidung in Melanine und Melanoproteide läßt sich für die Pigmente der Hühnerfedern nicht durchführen.

III. Über die Färbung der Kämme, Ohrscheiben und Beine.

Die Beschreibung der Farben der besprochenen Hühnerrassen würde nicht vollständig sein, wenn ich nicht wenigstens noch mit einigen Worten auf die Färbung der unbefiederten Körperteile eingehen wollte. Ich

schicke voraus, daß die folgenden Untersuchungen über die Färbung der Kämme, Ohrscheiben und Beine keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen wollen, da sich gerade auf diesem Gebiete die derzeitigen Schwierigkeiten in der Materialbeschaffung besonders bemerkbar machten. Trotzdem hoffe ich, daß einige Ergebnisse als Bestätigung früherer, andere als Anregung zu späteren Untersuchungen nicht ganz ohne Nutzen sein werden.

1. Untersuchungen über Färbung und Bau der Kämme.

Die Kämme der Hühner sind sehr blutreiche Integumentfalten. Die Untersuchung ergab, daß ihre rote Farbe nicht durch einen Farbstoff hervorgerufen wird, wie ihn Wurm in dem Tetronerythrin der Rose der Waldhühner nachgewiesen hat, sondern daß sie vielmehr nur durch das sehr oberflächlich gelagerte und außerordentlich reich verzweigte kapillare Gefäßnetz bedingt ist. Den Nachweis des Fehlens jeglichen Pigments konnte ich einwandfrei dadurch führen, daß ich die mit dem Gefriermikrotom hergestellten Kammquerschnitte sofort nach dem Auftauen in physiologischer Kochsalzlösung untersuchte. Es konnte niemals die geringste Spur von Pigment nachgewiesen werden. Zur weiteren Untersuchung wurden die Schnitte teils mit 4%iger, teils mit 10%iger Formollösung fixiert und in der üblichen Weise mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt. Besonders schöne Bilder des oberflächlichen Gefäßnetzes ergaben sich, wenn das Ausbluten des Kammes durch vorheriges Abbinden der Blutgefäße beim Töten des Tieres verhindert wurde.

Die Natur des Kammes als einer Hautfalte läßt sich auf Frontalschnitten von der Kammspitze zur Kammwurzel besonders gut erkennen. Die günstigsten Bilder liefern Schnitte durch den einfachen Kamm des Hahnes von Haushuhnrasen, wie Minorka oder einfachkämmigen Italienern, die in bezug auf dieses Merkmal besonders hochgezüchtet sind. Betrachtet man einen Frontalschnitt durch den Kamm eines rebhuhnfarbigen Italiener-~, so fällt zunächst die unregelmäßige Faltung der äußeren oberflächlichen Hautschichten auf. Wahrscheinlich ist diese Warzenbildung ein Mittel zur Vergrößerung der durchbluteten Oberfläche. An der zweischichtigen Epidermis, die den Kamm mit Ausnahme der Anwachsstelle rings umgibt, sind deutlich das Stratum corneum und Stratum Malpighi zu erkennen. Die Schleimschicht liegt dem Corium nahezu glatt auf. Sie folgt der Wölbung der einzelnen Hautwärtchen und ragt nicht, wie bei der Säugetierhaut, mit vielen Papillen in die oberen Schichten der Lederhaut hinein. Das Corium wird ge-

bildet von einem Flechtwerk elastischer Bindegewebsfasern. Die äußersten Schichten desselben sind zuweilen so stark von kapillaren Blutgefäßen durchsetzt, daß innerhalb der Wärzchen die Bindegewebsfasern nahezu vollständig verdrängt erscheinen. Im Lumen der Kapillargefäße sind auf Schnitten durch nicht oder doch nicht vollständig ausgeblutete Kämme die kernhaltigen Blutkörperchen sehr gut zu erkennen. Sie heben sich durch eine etwas irisierende, differente Färbung von den umgebenden Wandzellen der Blutgefäße deutlich ab. An den Stellen, wo die Blutgefäße nicht ganz so gehäuft sind, laufen die Bindegewebsfasern in den äußeren Gewebsschichten des Coriums unregelmäßig kreuz und quer durcheinander. In beiden seitlichen Kammhälften folgt dann nach innen zu eine Schicht lockerer, wesentlich von außen nach innen verlaufender Fasern. Nur in der Umgebung der nach außen tretenden Blutgefäße sind diese gehäuft und bilden um das Blutgefäß herum eine dichte bindegewebige Hülle. Die nächste und in den oberen dünneren Teilen des Kammes innerste Schicht des Coriums, mit der sich die beiden seitlichen Kammhälften berühren, wird durch straffe, in der Hauptsache parallel von der Kammspitze zur Kambasis verlaufende Bindegewebsfasern gebildet. Hier finden sich die größeren, im Kamm von vorn nach hinten verlaufenden Blutgefäße. In den unteren dickeren Teilen des Kammes weichen diese Faserbündel auseinander und schließen ein lockeres, weitmäschiges Fettgewebe ein, das von Blutgefäßen und einzelnen Faserbündeln durchzogen wird.

Querschnitte, die zum Vergleich durch einen Rosenkamm hergestellt wurden, zeigen in etwas modifizierter Form dieselben Verhältnisse. Das zentrale Fettgewebe ist relativ viel stärker entwickelt.

2. Ohrscheiben.

Die roten Ohrscheiben der roten Sussex und Rhodeländer sowie der gelben Cröllwitz und gestreiften Plymouth-Rocks bieten keine Besonderheiten, so daß ich mich bei ihrer Beschreibung kurz fassen kann. Es sind mehr oder weniger stark durchblutete nackte Hautstellen, in denen sich ebensowenig ein Farbstoff nachweisen läßt, wie in den Kämmen. Die Zellen des Stratum corneum sind stark abgeplattet und zum größten Teil verhornt, die des Stratum Malpighi zylindrisch und stehen meist senkrecht zur darunter liegenden Lederhaut. Diese stellt in ihren oberen Schichten ein verfilztes Flechtwerk elastischer und anderer Bindegewebsfasern dar, das stark mit kapillaren Blutgefäßen

und venösen Maschenräumen durchsetzt ist. In den tieferen Schichten des Coriums verlaufen die Fasern mehr wagerecht und meist parallel. Nur zuweilen werden sie von anderen Bündeln durchkreuzt, die nach den oberen Hautschichten führende Blutgefäße umschließen.

Das Gewebe der weißen Ohrscheiben unterscheidet sich von dem der roten vor allem durch eine besonders mächtige Entwicklung des Coriums und durch das fast vollständige Fehlen der Blutgefäße in den oberen Lederhautschichten.

Der Entstehung der weißen Farbe wandte ich besondere Aufmerksamkeit zu. Betrachtet man senkrecht zur Hautoberfläche geführte Gefrierschnitte durch das Gewebe weißer Ohrscheiben in physiologischer Kochsalzlösung unter dem Mikroskop in durchfallendem Licht, so erscheinen diese schwach gelbbraun gefärbt. In auffallendem Licht dagegen reflektieren die Bündel der Bindegewebsfasern ein opalisierendes weißes Licht. Untersuchungen der etwa $20\ \mu$ starken Schnitte unter dem Polarisationsmikroskop, die Herr Professor v. Wolff vom hiesigen Mineralogischen Institut die Güte hatte durchzuführen, wofür ich auch an dieser Stelle noch meinen besonderen Dank aussprechen möchte, ergaben, daß die weiße Farbe hervorgerufen wird durch schwach doppeltbrechende ($\gamma - \alpha$: etwa 0,01), sehr wahrscheinlich monokline, also optisch zweiachsige Nadeln. Der Charakter der Faserachse ist positiv. Dieser Befund schließt Harnsäure von vornherein aus, da bei Harnsäure der Charakter der Faserachse negativ ist.

Die mehrmals angestellte Murexidprobe bestätigte dieses Ergebnis. Ich setzte zu Schnitten in physiologischer Kochsalzlösung konzentrierte Salpetersäure und befeuchtete nach dem Eintrocknen mit 35%iger Natronlauge. Die Schnitte färbten sich braun. Beim Abrauchen einer ganzen Ohrscheibe mit verdünnter Salpetersäure auf dem Wasserbade trat Gelbfärbung auf, die bei Zusatz geringer Mengen Natronlauge sehr intensiv wurde. Rot- oder Violettfärbung konnte jedoch niemals beobachtet werden.

Die bei Hoppe-Seiler sowie in den umfassenden Arbeiten von Fuchs und Schmidt angeführten charakteristischen Guaninreaktionen fielen ebenfalls negativ aus. Ich löste Teile einer Ohrscheibe in Salzsäure. Aus der salzsauren Lösung kristallisierten lange, spießförmige Nadeln aus, die nach Abrauchen mit Salpetersäure einen hellbraunen bis gelben Rückstand ergaben, der sich auf Zusatz von Ammoniak intensiv gelb färbte. Dieselbe Reaktion trat ein, wenn ich das Ammoniak durch Natronlauge ersetzte oder die Ohrscheiben an Stelle von

Salzsäure mit Kaliumkarbonat erwärmte. Auch bei Zusatz von Pikrinsäure zu salzsaurer Lösung fielen nadelartige Kristalle aus und nicht, wie nach Hoppe-Seiler bei Anwesenheit von Guanin zu erwarten wäre, seidenartige gelbe Kügelchen. Auch Ferricyankalium gab keinen kristallinen Niederschlag von gelbbraunen prismatischen Kristallen, desgleichen Kaliumchromat keine orangeroten Prismen. Die Annahme, daß die Färbung möglicherweise von doppeltbrechenden Lipochromkriställchen herrühren könnte, erwies sich ebenfalls als irrig, da bei Zusatz von Schwefelsäure niemals Blau- oder Violettfärbung beobachtet werden konnte.

Ich muß daher die Frage nach der chemischen Natur der doppeltbrechenden Kristalle trotz ihrer Löslichkeit in Alkalien und Mineralsäuren und ihrer Unlöslichkeit in Wasser, Alkohol und Äther, die sie mit dem Guanin gemein haben, vorläufig noch offen lassen, da mir zu eingehenderen Untersuchungen das nötige Material zurzeit nicht zur Verfügung steht.

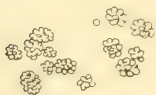


Fig. 38. Gelbes Pigment der Beine eines jungen Italiener-♂. Ok. 1 Leitz 9.

3. Untersuchungen über das gelbe Bein-Pigment der rebhuhnfarbigen Italiener.

Da die Bein-Pigmente der Vögel in einer anderen Arbeit ausführlich behandelt werden sollen, und auch Barrows (1914) die Beinfarben der Hühner in einer mir leider nicht zugänglichen Abhandlung „Die histologische Basis der verschiedenen Beinfarben der Haushühner“ bereits untersucht hat, will ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen nur zusammenfassend anführen.

Die Untersuchungsmethode gestaltete sich sehr einfach. Entfernt man von der Beinhaut die oberen verhornten Schichten der Epidermis mit den Schuppen, so läßt sich das darunterliegende pigmenthaltige Gewebe leicht mit dem Skalpell abtragen und auf den Objektträger bringen. Ich erhielt so für das Studium des Pigments sehr übersichtliche dünne Flächenschnitte, die ich unter dem Mikroskop in physiologischer Kochsalzlösung untersuchte. Das Pigment ist in rundlichen Tröpfchen abgelagert, die zu größeren gelben Klumpen geballt erscheinen (Fig. 38), ähnlich wie sie Biedermann (zit. nach Fuchs S. 1468) für die Haut des Unterschenkels von einem zitronengelb gefärbten Exemplar von *Hyla arborea* abbildet. Auf Zusatz von absolutem Alkohol fand ein Verquellen und teilweises Verschmelzen der Tröpfchen statt. Bei weiterer Behandlung mit Äther floß das Pigment zu großen, gelben Tropfen zu-

sammen, die sich nach einiger Zeit im Äther völlig mit gelblicher Farbe lösten. Dieses Zusammenfließen zu großen, gelben Tropfen trat sofort ein, wenn von vornherein an Stelle des absoluten Alkohols Äther zur Lösung verwandt wurde. Bei Zusatz von Sudan III färbten sich die Tropfen intensiv rot. Die Färbung ging jedoch bei Auswaschen mit Alkohol wieder verloren. Wurde zum frischen Präparat oder zu dem in Äther gelösten Farbstoff konz. Schwefelsäure zugesetzt, so trat nach einiger Zeit ein Farbumschlag über Grün in Rot bis Violett ein.

Untersuchungen, die an Gefrierschnitten angestellt wurden, bestätigten diese Ergebnisse. Das Pigment ist, wie sich auf nicht zu dicken Schnitten gut erkennen läßt, an der Grenze zwischen Epidermis und Corium, anscheinend subepithelial, in Zellen abgelagert, die zapfenförmig in die Lederhaut eingreifen. Die Lipocyanreaktion läßt sich bei Zusatz von Schwefelsäure zu Schnitten besonders gut beobachten.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen lassen, glaube ich, keinen Zweifel, daß das untersuchte gelbe Pigment der Gruppe der Lipochrome zuzurechnen ist.

Schluß.

In allen vererbungswissenschaftlichen Untersuchungen der neueren Zeit steht das Problem der Isolierung der einzelnen Erbfaktoren einer erblichen Eigenschaft im Vordergrund. Einen gangbaren Weg zur Erreichung dieses Ziels sieht Haecker mit Recht in der entwicklungs-geschichtlichen Eigenschaftsanalyse, die, wie es in der vorliegenden Arbeit geschehen ist, stets mit der mikroskopischen Untersuchung des fertigen Zustandes zu beginnen hat. Es steht zu hoffen, daß wir gerade hinsichtlich der Farben auf diesem Wege ein gut Stück vorwärts kommen werden, sobald erst die qualitative und quantitative Analyse der verschiedenen Pigmente geglückt ist.

Eine andere, bisher meist angewandte Methode, die komplexen Außeneigenschaften in ihre Erheinheiten zu zergliedern, ist die der experimentellen Bastardforschung. Obgleich die Haushuhnrassen für Kreuzungsexperimente infolge der großen Variabilität der Art ein günstiges Objekt sind, ist doch auf diesem Wege gerade die Untersuchung der Farben bis jetzt nicht sehr gefördert worden, wahrscheinlich weil bei den Hühnern mannigfache erschwerende Faktoren-Koppelungen vorhanden sind, die sich übrigens in den von den Züchtern seit langem erkannten verschiedenen Korrelationserscheinungen kundtun.

Die bisherigen Ergebnisse auf diesem Gebiete verdanken wir vor allem den planmäßigen Versuchen amerikanischer Forscher, wie Bateson, Saunders, Davenport und Hurst.

Beide Methoden ergänzen sich m. A. nach in glücklicher Weise, und es dürften auch Kreuzungsexperimente uns über manche strittige Frage aufklären, falls es gelingen sollte, einen größeren Teil der Züchter für das wichtige Problem der Vererbung zu interessieren und so die Bastardierungsversuche auf möglichst breiter Basis anzustellen.

Literaturverzeichnis.

- Abderhalden, Lehrbuch der physiologischen Chemie. II. Bd. 1915.
 Altum, Über den Bau der Federn als Grund ihrer Färbung. Journ. f. Ornith. Jahrg. II. 1854.
 — Über den Bau der Vogelfedern im allgemeinen und über das Schillern im besonderen. Naumannia 1854.
 Baldamus-Beeck, Die Rassegeflügelzucht. Berlin.
 Ballowitz, Über das Vorkommen alkoholbeständiger karminroter und braunroter Farbstoffe in der Haut von Knochenfischen. Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 86. 1913.
 Bateson, Mendels Vererbungstheorie. Teubner. 1914.
 Bateson und Saunders, Report to the Evolution committee of the Royal Society I, 1902. Bateson-Saunders-Punnet, R. C. ib. II, 1905. III, 1906. IV, 1908. V, 1909.
 Biedermann siehe Winterstein.
 Biochemisches Handlexikon 1911.
 Blancke siehe Pfennigsdorff.
 Böhme, Das Sussexhuhn. Verl. Geflügelwelt Chemnitz.
 Bloch, Le pigment du système pileux et son origine. Bull. Soc. d'Anthropologie Paris. S. IV. 1897. Tome VIII.
 Bogdanow, Note sur le pigment des plumes d'oiseaux. Bull. Soc. Nat. Moscou. Tome XXVIII.
 — Etudes sur les causes de la coloration des oiseaux. Rev. et Mag. de Zool. Ser. II. Tome X.
 Church, Researches on Turacin an animal pigment containing copper. Ber. d. Deutsch. chem. Ges. II S. 314. III S. 459.
 — Notes on Turacin and the Turacin-Bearers. Proc. Zool. Soc. London 1913.
 Davenport, Inheritance in Poultry. Publications Carnegie-Institut. No. 52. 1907.
 Davies, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Federn. Morph. Jahrb. XIV. 1888.
 — Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentgebilden. Morph. Jahrb. Bd. XV. 1889.
 Durham, A prelim. account of the Inherit. of coat-colour in mice. Rep. Evol. Com. 4. 1908.
 Dürigen, Unser Hausgeflügel. Berlin.
 Ehrmann, Untersuchungen über die Physiologie und Pathologie der Hautpigmente. Vierteljahrsschr. Derm. Syph. XII. Jahrg. 1885.
 Eimer, Über die Zeichnung der Vogelfedern. Humboldt. Bd. VI. 1878. Oktoberheft.

- Fatio, Des diverses modifications dans les formes et la coloration des plumes. Mem. de la Soc. de Phys. et histoire Nat. de Genève. Tome XVIII. 1866.
- von Fürth, Vergleichende Physiologie. 1902.
- Physiologische und chemische Untersuchungen über melanotische Pigmente. Zentralbl. f. allg. Path. und path. Anatomie. Bd. XV.
- Fürth-Jerusalem, Zur Kenntnis der melanotischen Pigmente und der fermentativen Melaninbildung. Beitr. z. chem. Physiol. und Pathologie. Bd. X.
- Fuchs siehe Winterstein.
- Gadow, Vögel, in Bronns Ordn. u. Klassen des Tierreichs. 1890.
- On the colour of feathers as affected by their structure. Proc. Zool. Soc. 1882.
- Gortner, 1910a, The origin of the brown pigment in the integuments of the larva of *Tenebrio molitor*. Journ. of Biolog. chemistry. Bd. 7. 1909/10.
- 1910c, Effect of alkali on melanin (Studies on melanin I). Journ. of Biolog. chemistry. Bd. 8. 1910.
- 1911a, The pigmentation of the adult periodical Cicada. Journ. of Biolog. chemistry. Bd. 9. 1911.
- 1911b, The inhibitory action of certain Phenotic substances upon Tyrosinase. Journ. of Biolog. chemistry. Bd. 10. 1911.
- 1911c, On melanin. Biochem. Bull. I.
- 1911d, The origin of the pigment and the colour pattern in the elytra of *Leptinotarsa decemlineata*. Americ. Nat. Bd. 45. 1912.
- 1912a, The occurrence and the significance of Tyrosinase in the reproductive organs of certain amphibia. Proc. Soc. experimental Biol. and Med. Bd. 9. 1912.
- 1912b, On two different types of melanin. Proc. Soc. experimental Biol. and Med. Bd. 9. 1912.
- 1912c, Sur les pigments mélaniques d'origine animale. Bull. Soc. Chim. 11.
- 1913, Studies on melanin V. Journ. Americ. Chemical Soc. Bd. 35. 1913.
- Haecker, Untersuchungen über die Zeichnung der Vogelfedern. Zool. Jahrb. Bd. 3. 1888.
- Über die Farben der Vogelfedern. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 35. 1890.
- Haecker u. Meyer, Die blaue Farbe der Vogelfedern. Zool. Jahrb. Systematik. Bd. 15. 1902.
- Haecker, Phänogenetik (Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse). Jena 1918.
- Hanau, Beiträge zur Histologie der Haut des Vogelfußes. Diss. Bonn 1891.
- Holland, Zur Entwicklungsgeschichte der Federn. Journ. f. Ornith. Bd. 8. 1866.
- Hoppe-Seiler, Handbuch der physiologischen und pathologischen chemischen Analyse. Berlin 1909.
- Hurst, Experiments with poultry. Rep. Evol. Com. Royal Soc. II. 1905.
- Jeffries, The color of feathers. Bull. Nutt. Orn. Club. Bd. 7. 1882.
- Kaposi, Über Pathogenese der Pigmentierung und Entfärbung der Haut. Arch. dermat. Syph. Bd. 23. 1891.
- Kerschner, Über die Zeichnung der Vogelfedern. Humboldt Bd. 7. 1888. Heft 2.
- Klee, Bau und Entwicklung der Feder. Zeitschr. d. naturw. Ver. Sachsen-Thüringen. Bd. 59. S. 1886.
- Kniesche, Über die Färbung der Vogelfedern I: Die Grünfärbung auf Grundlage der Blaustruktur. Zool. Jahrb. Anatomie. Bd. 38.
- Köllicker, Über die Entstehung des Pigments in den Oberhautgebilden. Zeitschr. d. wissensch. Zool. Bd. 45.

- Krukenberg, Die Farbstoffe der Federn. Vergleichende physiologische Studien, Reihe I und II. Heidelberg 1882.
- Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Farbstoffe der Federn. Vortr. Bd. 1. 1883.
- Lloyd-Jones, Studies of inheritance of color in domestic pigeons with special reference in reversion. Journ. of exper. Zool. Vol. XVIII. 1915.
- Mascha, The structure of wing feathers. Deutsche Übers. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 77. 1904.
- Mac-Munn, Animal chromatology. Proc. Birmingham Philos. Soc. Vol. III. 1883.
- Oppenheimer, Handbuch der Biochemie. Erg.-Bd. 1913.
- Pfennigsdorff-Blancke, Unser Hausgeflügel. Berlin. Ver. f. Sport u. Naturliebhaberei.
- Plate, Vererbungslehre und Deszendenztheorie. Festschrift für Hertwig. Bd. II. 1910.
- Pernitzsch, Zur Analyse der Rassenmerkmale der Axolotl. I. Das Pigment der jungen Larven. Arch. f. mikrosk. Anat. 82.
- Post, Über normale und pathologische Pigmentierung der Oberhautgebilde. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. (Virchow). Bd. 35.
- Provazek, Beitrag zur Pigmentfarbe. Zool. Anz. 23. 1900.
- Rabl, Über die Entwicklung des Pigments in der Dunenfeder des Hühnchens. Zentrabl. f. Physiol. Bd. 8. 1894.
- Riddle, Our knowledge of melanin color formation and its bearing on the mendelian description of heredity. Biol. Bull. Woods Hull. Vol. XVI. 1909.
- A study of fundamental bars in feathers. Biol. Bull. Woods Hull. Vol. XV.
- Riehl, Zur Kenntnis des Pigments im menschlichen Haar. Vierteljahrsschr. dermat. Syph. Bd. 11. 1884.
- Schmidt, Über die Methoden zur mikroskopischen Untersuchung der Farbzellen und Pigmente in der Haut der Wirbeltiere. Zeitschr. f. wissensch. Mikrosk. Bd. 35. 1918.
- Die Chromatophoren der Reptilienhaut. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 90. Heft 1.
- Spüttel, Die Farben der Vogelfedern II: Die Färbung der *Columba livia*. Zool. Jahrb. Anatomie. Bd. 38. 1914.
- Strong, The development of color in the definitive feather. Bull. Mus. Com. Zool. Vol. 40. 1902.
- Metallic colors of feathers from the sides of the neck of the domestic pigeon. Mark anniversary. Vol. 13. 1903.
- Spiegler, Über das Haarpigment. Hoffmeisters Beitr. 4, 1903. 10, 1907.
- Studer, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 30.
- Trübenbach, Plymouth in Wort und Bild. Verl. Geflügelwelt Chemnitz.
- Weiße Wyandottes, ihre Zucht und Pflege. Verl. Geflügelwelt Chemnitz.
- Moderne Minorka. Verl. Geflügelwelt Chemnitz.
- Unna u. Godlödets, Biochemie der Haut. Oppenheimers Handbuch der Biochemie. Erg.-Bd. 1913.
- Wedding, Rote Rhodeländer. Verl. Geflügelwelt Chemnitz.
- Winkler, Studien über Pigmentbildung. Arch. f. Entwickl. d. Org. Bd. 29.
- Winterstein, Handbuch der vergleichenden Physiologie. III, 1 (2) 1914. II, 2.
- Wurm, Tetronerythrin, ein neuer organischer Farbstoff. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1871.

Einige Ergebnisse neuerer Untersuchungen über die Geschichte der *Siphoneae verticillatae*¹⁾.

Von Julius Pia.

(Mit Tafel 1.)

(Eingegangen am 4. Juli 1922.)

Zur Veranschaulichung aller folgenden Ausführungen dient die
Tafel, auf die weiterhin nicht mehr besonders verwiesen wird.

¹⁾ Vergleiche: J. Pia: Die *Siphoneae verticillatae* vom Karbon bis zur Kreide.
Abhandl. Zool.-bot. Ges. Wien. Bd. 11. Heft 2. 1920. Mit Literaturliste. Seit dem
Erscheinen dieser Arbeit sind mir folgende wichtigere einschlägige Veröffentlichungen
bekannt geworden:

A. Andreae: Ein Beitrag zur Kenntnis des Elsässer Tertiärs. Abhandl. z. geol.
Spezialk. v. Elsaß-Lotr. vol. 2. fasc. 3. Straßburg 1884.

A. Baretta: Contributo allo studio delle *Siphoneae Verticillatae* del calcare di
Villanova-Mondovì. Atti soc. Ital. sc. nat. vol. 58. Pavia 1919. p. 216.

F. Bürgesen: The Marine Algae of the Danish West Indies. Part. 1. *Chloro-
phyceae*. Dansk. Bot. Arkiv. vol. 1. No. 4. 1913.

F. Bürgesen: The Marine Algae of the Danish West Indies. III. *Rhodophyceae*
with Addenda to the *Chlorophyceae*, *Phaeophyceae* and *Rhodophyceae*. Ebendort. vol. 3.
No. 1a—f. 1917—20.

S. v. Bubnoff: Die ladinische Fauna von Forno (Mezzovalle) bei Predazzo.
Verhandl. Heidelb. Naturh.-mediz. Vereins 1920. N. F. Bd. 14. S. 257.

E. Fossa-Mancini: *Sifoneae verticillatae* triasiche e liassiche dell' Appennino
umbro-marchigiano. Proc. verb. soc. Tosc. sc. nat. vol. 30. 10. III. 1921.

M. Gortani: La fauna permocarbonifera del Col Mezzodi presso Forni Avoltri.
Pal. Ital. vol. 12. 1906. p. 1.

J. Kiaer: Oversigt over Kalkalgefloraerna i Norges Ordovicium og Silur. Norsk
Geol. Tidsskr. vol. 6. 1921. p. 113.

O. Lignier: Végétaux fossiles de Normandie. VI. — Flore jurassique de Mamers
(Sarthe). Mém. soc. Linn. Normandie. vol. 24. 1911—13. fasc. 1. p. 1.

(Fortsetzung auf S. 64 unten.)

I. Übersicht der geologischen Geschichte der Dasycladaceen.

Die ältesten bekannten Dasycladaceen gehören dem Untersilur an. Sie sind hier schon hoch spezialisiert und durch mehrere voneinander sehr verschiedene Gruppen vertreten. Die Tribus *Dasyporelleae* umfaßt die ursprünglichsten Gattungen. Hierher gehören:

Rhabdoporella. Kleine, gerade, zylindrische Algen mit unregelmäßig gestellten, nicht sehr zahlreichen, unverzweigten Wirtelästen, die außerhalb der Kalkhülle wahrscheinlich mit einer gewölbten Membran endigten, aber nicht zu einer Rindenschicht zusammenschlossen.

Dasyporella unterscheidet sich durch bedeutendere Größe und zahlreichere, dünnere und längere Zweige.

Vermiporella ähnelt *Rhabdoporella*, hat aber einen verzweigten Thallus.

Viel höher spezialisiert ist die Tribus *Cyclocrineae*. Es gehören ihr durchwegs kugelige oder birnenförmige Arten an.

Coelosphaeridium hat unverzweigte, in distaler Richtung mehr oder weniger gleichmäßig erweiterte Äste, deren Außenmembranen zu einer Rindenschicht zusammenschlossen, aber nur ganz ausnahmsweise erhaltungsfähig sind.

Cyclocrinus geht offenbar auf *Coelosphaeridium* zurück. Die Wirteläste sind deutlich in einen dünnen Stiel und eine becherförmige, als Assimilator fungierende Rindenzelle gegliedert, wozu sich bei *Coelosphaeridium* schon alle Übergänge finden. Die sog. Deckel der Rinden-

O. Lignier: Végétaux fossiles de Normandie. VII. — Contribution à la flore jurassique. Ebendort fasc. 2. 1913. p. 67.

L. Morellet: Deux Algues siphonnées verticillées du Thanétien de Boncourt (Oise). Bull. soc. géol. France ser. 4. vol. 8. 1908. p. 96.

L. Morellet et J. Morellet: Les Dasycladacées du Tertiaire Parisien. Mém. soc. géol. France, Paléontologie. vol. 21. fasc. 1. Mém. No. 47. 1913.

L. Morellet: Note sur les algues siphonnées verticillées. In H. Douvillé: Le crétacé et l'éocène du Tibet central. Pal. Indica, New Ser. vol. 5. Mém. No. 3. p. 47. 1916.

Munier-Chalmas: Notes préliminaires pour servir à l'étude des terrains crétacés. Bull. soc. géol. France. ser. 3. vol. 25. 1897. p. 82.

Ph. Négris: Roches cristallophylliennes et tectonique de la Grèce. 2^e appendice. Athènes 1919.

S. Squinabol: Di una specie fossile di Acetabularia. Atti e Mem. Acc. sc. Padova, n. s. vol. 18. 1902. p. 151.

zellen mit ihren regelmäßigen Durchbrechungen betrachte ich als Verdickungsbänder in der Außenmembran, in die Kalk eingelagert wurde, ähnlich wie in die Verdickungsbänder der Seitenwände der Rindenzellen von *Bornetella*.

Die Organisation von *Mastopora* und des nahe verwandten *Apidium* ist wegen der schwachen Verkalkung ungenügend bekannt. Die sehr große Zahl von Rindenzellen, die den kugeligen Körper bedecken, legen den Gedanken nahe, daß die Wirteläste verzweigt waren. Zu *Mastopora* gehören die größten bekannten Dasycladaceen. Die Exemplare, die ich jüngst im British Museum untersuchen konnte, haben mich in der Ansicht bestärkt, daß es sich hier wirklich um eine Alge, nicht um tierische Reste, handelt.

Eine besondere Gruppe bildet schließlich die Gattung *Primicorallina*, die durch ihre außerordentliche Ähnlichkeit mit *Dasycladus* höchst bemerkenswert ist. Sie unterscheidet sich von ihm hauptsächlich durch die Stellung der Zweige, die nicht in Wirteln angeordnet sind, und durch das Fehlen von Sporangien. Ihre phylogenetischen Beziehungen sind zweifelhaft.

Eine große zeitliche Lücke trennt die silurischen Gattungen von ihren nächst jüngeren Verwandten. Wir kennen nämlich bisher keine Reste von *Siphoneae verticillatae* aus den obersten Teilen des Silur, dem ganzen Devon und dem Unterkarbon. Erst im oberen Oberkarbon tauchen sie mit einer Reihe von Gattungen wieder auf. So groß aber dieser zeitliche Sprung ist, so gering sind verhältnismäßig die morphologischen Unterschiede zwischen den silurischen und karbonischen Formen. Sie lassen sich durchwegs den gleichen Gruppen zuweisen.

Von den *Dasyporelleae* ist *Vermiporella* noch vorhanden. Dazu kommt *Anthracoporella*, die höchst spezialisierte Gattung der Tribus, die durch bedeutende Größe und durch sehr zahlreiche, dünne, dichotom verzweigte Wirteläste ausgezeichnet ist. Auch die Stammzelle gabelt sich wiederholt.

Die *Cyclocerineae* sind durch *Mizzia* vertreten, die zweifellos auf *Coelosphaeridium* zurückgeht, von dem sie sich nur dadurch unterscheidet, daß — ähnlich wie bei der rezenten *Cymopolia* — zahlreiche kugelige Glieder zu einem perlchnurähnlichen Thallus vereinigt waren.

Endlich gab es auch noch eine vermutlich *Mastopora* nahestehende Form, die erst bei einer späteren Gelegenheit unter dem Namen *Epi-*

mastopora genauer beschrieben werden wird. Sie wurde von Gortani als „? *Gyroporella* n. f. ind.“ abgebildet.

Im Perm sind Dasycladaceen äußerst selten. Die sog. *Gyroporella bellerophonitis* hat sich als eine Codiacee erwiesen. Dagegen haben meine eigenen neuesten Aufsammlungen in Südtirol gezeigt, daß die Gattung *Mizzia* als große Rarität noch im *Bellerophon*-Kalk auftritt.

Leider kennen wir keine Kalkalgen aus der Untertrias. In der anisischen Stufe findet sich eine Reihe neuer Typen, wogegen die alten erloschen sind, so daß die ganze Flora ein von der paläozoischen durchaus abweichendes Gepräge hat. Die Gattungen sind sehr verschieden hoch entwickelt.

Macroporella unterscheidet sich von *Rhabdoporella* nur durch die dickeren, dichter zusammenschließenden und auch längeren Wirteläste und durch die etwas bedeutendere Größe.

Gyroporella geht höchst wahrscheinlich auf *Macroporella* zurück. Die Wirteläste sind in Sporangien umgewandelt.

Daß auch *Oligoporella* von *Macroporella* abzuleiten ist, zeigt die Ontogenie von *Ol. prisca*, deren unterste Wirtel noch gegen außen erweiterte Äste führen. In den oberen Teilen der Individuen dieser Art und bei allen anderen Spezies der Gattung sind dagegen die Wirteläste gegen außen verjüngt und es ist sehr wahrscheinlich, daß sie sich in ein langes, vermutlich verzweigtes Haar fortsetzten, das als Assimilator wirkte. Während bei allen bisher erwähnten Genera die Zweige ohne irgend eine Regelmäßigkeit über die Stammzelle verteilt waren, sind sie bei *Oligoporella* in Wirtel angeordnet, wie bei sämtlichen rezenten Formen.

Von *Oligoporella* ist *Physoporella* abzuleiten, bei der die assimilierenden Haare im erwachsenen Zustand verkümmern. Die proximalen Teile der Wirteläste werden gänzlich von Kalk umhüllt und sind offenbar als Fortpflanzungsorgane zu deuten.

Die Ableitung von *Teutloporella* ist unbekannt. Sie geht vielleicht direkt auf primitive paläozoische Formen ähnlich *Dasyporella* zurück. In ihrem Bau erinnert sie an *Oligoporella*, unterscheidet sich aber durch die viel zahlreicheren Kurztriebe, die bei den primitiven Arten noch nicht in Wirtel gestellt sind. Die höher entwickelten Formen weisen verschiedene sehr interessante Spezialisierungen auf.

Diplopora ist ebenfalls eine isolierte Gattung, deren Herkunft man noch nicht kennt. Alle Arten zeichnen sich dadurch aus, daß die Wirteläste in Büscheln zu 3 bis 7 von einer Stelle der Stammzelle ent-

springen. Diese Büschel sind dann ihrerseits in Wirtel angeordnet. Bei *Dipl. hercaster* und Verwandten sitzt jedes solche Büschel auf einer sockelähnlichen, niedrigen Ausstülpung der Stammzelle. Sehr wichtig sind die Beobachtungen an *Dipl. phanerospora*, deren geologischer Horizont allerdings nicht sichergestellt ist. Bei ihr konnten in der Stammzelle verkalkte Sporen nachgewiesen werden, die der ganzen Länge der Pflanze nach der Membran der Achsenzelle innen in einer einfachen Schicht anliegen. Diese Feststellung gibt uns den Schlüssel zur Deutung aller der anderen ursprünglichen Gattungen, bei denen keine Sporangien zu erkennen sind. Die Kalkhülle ist bei vielen Arten von *Diplopore*, ebenso wie bei einzelnen Teutloporellen, in Ringe gegliedert.

In der ladinischen Stufe ist die Bedeutung der Diploporen als Gesteinsbildner zwar noch größer, als in der anisischen Zeit, die Zahl der Gattungen und Arten hat aber schon abgenommen. Es sind nur mehr *Macroporella*, *Teutloporella* und *Diplopore* vertreten. Das Vorkommen anderer Gruppen ist wegen der Unsicherheit des Alters der sie umschließenden Gesteine noch nicht gewiß.

In der karnischen Stufe kennt man zwar an verschiedenen Stellen der Alpen Dasycladaceenreste, die aber durchwegs so schlecht erhalten sind, daß sie bisher nicht näher bestimmt werden konnten.

In der norischen Stufe tritt die Gattung *Gyroporella* wieder auf. Es ist nicht sicher, ob diese jüngeren Gyroporellen von den anisischen abstammen, oder vielleicht selbständig auf *Macroporella* zurückgehen. Neues Material aus dem Indomalayischen Archipel zeigt nämlich, daß diese Gattung, die in Europa auf die Mitteltrias beschränkt ist, in den Tropen noch während der obertriadischen Zeit lebte.

Eine weitere norische Art, die als Gesteinsbildung wichtig ist und für die die Gattung *Griphoporella* begründet wurde, ist so schwach verkalkt, daß über ihre morphologischen und systematischen Verhältnisse nichts ausgemacht werden kann.

Aus dem Rhät sind keine vertizillierten Siphoneen bekannt.

Die liasischen Formen haben ein wesentlich jüngeres Gepräge, als die triadischen. Sie nähern sich durch eine mehr keulenförmige Gestalt und durch den Besitz verzweigter Wirteläste den känozoischen Typen.

Sestrospharra läßt allerdings den Bau der inneren Organe nicht erkennen. Wir wissen nur, daß der Thallus in einen Kopf und einen Hals gegliedert war, die beide mit Wirtelästen besetzt waren.

Dagegen ist *Palaeocladus* hochinteressant. Seine Äste sind mehrfach verzweigt. Mit der Gruppe der *Diploporella hexaster* teilt er die Eigentümlichkeit, daß die Zweige durch Einschnürungen untergeteilt sind. Wahrscheinlich spricht sich in dieser Übereinstimmung eine phylogenetische Beziehung aus. Es ist zu vermuten, daß die primären Wirteläste von *Palaeocladus* auf die Ausstülpungen der Stammzelle bei den genannten *Diploporella*-Arten zurückgehn. Für die Frage des geologischen Vorkommens der Gattung sind die Mitteilungen Fossamaneinis wichtig.

Sehr spärlich sind unsere Kenntnisse der Dasycladaceen des Dogger.

Coniporella ist nur schwach verkalkt. Es ist anzunehmen, daß ihr Bau ähnlich wie der von *Palaeocladus* war und daß sie auf diese Gattung zurückgeht.

Eine zweite Doggerart hat Lignier zuerst als *Gyroporella resiculifera* Ben., später als *Goniolina cylindrica* nov. spec. beschrieben. Es handelt sich um eine zylindrische Form mit einfachen, unverzweigten, dicken Wirtelästen, deren leicht verkalkte Außenmembranen zu einer sehr regelmäßigen Rindenschicht zusammenschließen. Die Kurztriebe stehn in Wirteln. Ihre Zahl ist in jedem Umgang dieselbe. Da die einzelnen Wirtel ziemlich locker sind, aber sehr dicht übereinander folgen und die Äste in ihnen alternieren, ergibt sich eine Anordnung in Längsreihen. Der sehr einfache Bau des Thallus entfernt diese Form weit von *Goniolina*. Es handelt sich vielmehr offenbar um einen sehr wenig weiterentwickelten Nachzügler der Macroporellen. Der Unterschied gegenüber den triadischen Arten besteht in der Wirtelstellung der Äste und in der Verkalkung der Außenmembranen. Es dürfte sich empfehlen, für die jurassische Form eine neue Gattung aufzustellen. Ich schlage den Namen *Stichoporella* vor.

Etwas reichlicher, als unsere Kenntnis der mitteljurassischen Dasycladaceen ist die der oberjurassischen. Die phylogenetisch wichtigste Gattung ist hier *Triploporella*. Sie geht wahrscheinlich auf *Oligoporella* zurück, von der sie sich durch folgende Veränderungen ableitet: Vermehrung der assimilierenden Haare, Ausgestaltung der primären Wirteläste zu Sporenschläuchen, Annahme einer keulenartigen Gesamtform. Die Sporen sind verkalkt und erhalten, so daß die Deutung der Sporangien sicher ist.

Goniolina war wahrscheinlich im ganzen ähnlich gebaut, wie *Triploporella*, sie hatte aber statt der haarförmigen Astendigung im Alter eine

Rindenschicht und war nur schwach verkalkt. In der Jugend war auch sie behaart, wie aus den erhalten Narben hervorgeht.

Die sehr kompliziert gebaute *Petrascuda* ist bezüglich ihrer phylogenetischen Verhältnisse ungeklärt. Dadurch, daß sie wahrscheinlich zweierlei Sporangien hatte, erscheint sie höher organisiert, als alle anderen Gattungen.

Sehr primitiv ist dagegen *Actinoporella*. Sie schließt sich im Bau des Thallus ganz an die triadische *Oligoporella* an. Nur die Kalkhülle ist eigentümlich spezialisiert.

Einige andere jurassische Gattungen, wie *Linoporella*, eine *Griphoporella* usw. sind zu wenig bekannt, um hier berücksichtigt zu werden.

Aus der Unterkreide kennt man nur zwei Genera. *Munieria* erweist sich, ähnlich wie *Actinoporella*, als ein sehr primitiver Nachkomme von *Oligoporella*. *Salpingoporella* ist bezüglich des Baues und der phylogenetischen Stellung noch sehr zweifelhaft.

In der Oberkreide treffen wir wieder eine Spezies von *Triploporella*, außerdem aber die erste rezente Gattung, *Neomeris*, bei der im Gegensatz zu allen bisher genannten Formen die Fortpflanzungszellen in besonderen Sporangien gebildet werden. Sie dürfte von *Triploporella* abzuleiten sein, von der sie sich außer durch die Sporangien durch die Gestalt der Assimilation unterscheidet. In der obersten Kreide treten nach Munier-Chalmas bereits mehrere ganz moderne Gattungen, wie *Uteria*, *Cymopolia*, *Neomeris*, *Acicularia* auf, von denen besser erst gelegentlich des Tertiärs die Rede ist.

Im Eozän erscheint dann in Europa wieder eine reiche Formenfülle von Dasycladaceen (vergl. die große Arbeit von Morellet).

Neomeris, mit der ich *Larraria* vereinigen möchte, wurde schon gelegentlich der kretazischen Arten besprochen.

Meminella ist phylogenetisch sehr interessant. Die Form der Poren in ihrer Kalkhülle macht es nämlich höchst wahrscheinlich, daß die sekundären Wirteläste nicht in Rindenzellen, sondern in Haaren endigten. Die Gattung steht also in der Mitte zwischen *Triploporella* und *Neomeris*. Sie schließt sich jener durch die Gestalt der Zweige, dieser durch den Besitz gesonderter Sporangien an.

Lemoineella mag *Neomeris* nahe stehen, während *Jodotella* sich durch die Mehrzahl und die seitliche Stellung der Sporangien näher an die rezente *Bornetella* anschließt, von der sie sich durch die Form und die geringe Zahl der sekundären Zweige sowie durch die sehr dicke Kalkhülle unterscheidet. Über die Verwandtschaftsverhältnisse meiner

Gattung *Macroporella* (aufgestellt in der Arbeit von Trauth über das Eozän von Radstadt) vermag ich noch kein Urteil abzugeben.

Cymopolia, die bis in die Gegenwart anhält, ist wohl sicher direkt von einer primitiven, stark verkalkten *Neomeris* abzuleiten. Ihr Hauptmerkmal ist die komplizierte Art der Gliederung des Thallus.

Karrerria, die Morellet als Subgenus von *Cymopolia* anführt, möchte ich lieber für eine selbständige Gattung ansehen, und zwar weniger auf Grund der Form der Sporangien, die Morellet in den Vordergrund der Diagnose stellt, als wegen der höchst merkwürdigen Verwachsung der erweiterten distalen Teile aller primären Äste eines Wirtels zu einem ringförmigen Gebilde, dessen Funktion vollkommen rätselhaft ist. Interessanterweise kennt man aus Tibet eine Art, bei der diese Erweiterungen der primären Äste viel weniger entwickelt sind, nur selten miteinander in Berührung treten und scheinbar nie geschlossene Ringe bilden. Das geologische Alter dieser Form scheint nicht sicher bekannt zu sein. Es kann sich aber nur um Oberkreide oder (wahrscheinlicher) Eozän, und zwar nach Douvillé wohl Unter-eozän, handeln. Typische Karrerien kennt man erst aus dem Mittel-eozän, Cymopolien — wie erwähnt — schon aus der Oberkreide.

Uteria ist wegen der geringen Dicke der Kalkhülle anatomisch nur ungenügend bekannt, scheint aber *Cymopolia* am nächsten zu stehn.

Dactylopora vereinigt sehr primitive Merkmale mit hochentwickelten. Ihre Äste sind unverzweigt, aber die Sporangien sind als selbständige Organe abgegliedert. Es scheint mir gegenwärtig das Wahrscheinlichste, daß diese Gattung auf *Macroporella*-ähnliche Formen zurückgeht, die wir ja bis in den Dogger verfolgen konnten. Der Übergang von *Macroporella* zu *Dactylopora* erfordert, daß die Sporenbildung zuerst in die Wirteläste, dann in eigene Sporangien verlegt wird und daß sich die Kurztriebe deutlicher in Rindenzelle und Stiel sondern.

Digitella steht *Dactylopora* in ihren Merkmalen nahe. Sie unterscheidet sich hauptsächlich durch die größeren und weniger zahlreichen Sporangien. Ihre Trennung von *Dactylopora* dürfte ziemlich weit zurückgehen.

Ob auch *Zittelina* demselben Formenkreis angehört, ist zweifelhaft. Die Beschreibung bei Morellet macht den Eindruck, daß die Sporen möglicherweise wie bei *Diplopora phanerospora* in der Stammzelle gebildet wurden und deren Membran in einer zusammenhängenden Schicht anlagen. Gegen diese Art der Rekonstruktion spricht jedoch der Umstand, daß die Verkalkung der Sporen mit der der Rindenzellen fest

verwachsen ist. Die Zweige sind einfach und kurz. Falls es sich nicht etwa um sekundäre Äste handelt, wird wohl auch für *Zittelina* eine Ableitung von *Macroporella* am ehesten in Betracht kommen.

Über die Herkunft der Acetabularieen, die im Eozän durch die Gattung *Acicularia* vertreten sind, haben die fossilen Formen noch wenig Licht verbreitet. Nur ein allerdings recht zweifelhafter Anhaltspunkt ist aus der Literatur zu entnehmen. Carpenter bildet in der „Introduction to the Study of the Foraminifera“, Taf. 10, Fig. 29 eine Form ab, die sich durch sehr große, in der Einzahl auf der Unterseite jedes primären Astes auftretende Sporangien auszeichnet. Morellet möchte diese Figur auf *Cymopolia elongata* beziehen. Sie müßte dann aber außerordentlich unrichtig sein. Es ist mir leider nicht gelungen, das Original zu Carpenters Zeichnung in London aufzufinden. Falls seine Darstellung halbwegs zutreffend ist, stünde diese Form höchst wahrscheinlich den Vorfahren von *Acetabularia* sehr nahe. Die weitere Entwicklung wäre so erfolgt, daß das Sporangium sich noch mehr vergrößerte und daß sein Anheftungspunkt zum Ende des primären Astes wurde, während die sekundären Zweige zu haarartigen Gebilden verkümmerten.

Clypeina ist ihrer systematischen Stellung nach ganz zweifelhaft. Die richtige anatomische Deutung der Reste ist wohl die als primäre Wirteläste einer unbekannten, vielleicht *Neomeris* ähnlichen Form (vergl. die Abbildung bei Cramer, *Neomeris* und *Bornetella*, Taf. 4, Fig. 24). Um Schirme einer Acetabulariee kann es sich kaum handeln.

Um so interessanter sind die nahe miteinander verwandten Gattungen *Thyrsoporella* und *Belzungia*. Ihre Wirteläste sind mehrfach verzweigt, von äußerst gedrungener Gestalt. Wahrscheinlich dienten sie ihrer ganzen Ausdehnung nach — mit Ausnahme der Zweige letzter Ordnung — als Sporangien, woraus sich ihre Form erklärt. Phylogenetisch dürfen wir *Thyrsoporella* wohl zwischen *Palaeocladus* und *Conipora* einerseits, die rezente *Batophora* andererseits einreihen, von der sie sich wesentlich nur durch die Bildung der Sporen in den Ästen, statt in besonderen, den Ästen ansitzenden Sporangien, unterscheidet. Auf die Funktion als Sporenschläuche würde sich wohl auch das Verschwinden der für *Palaeocladus* charakteristischen Einschnürungen der Zweige befriedigend zurückführen lassen. *Belzungia* ist mehrgliedrig und scheidet dadurch aus der direkten Stammreihe aus.

Die Dasycladaceenflora des Oligozän ist bis jetzt unvergleichlich ärmer, als die des Eozän. Man kennt die Gattungen *Neomeris* (nach

Morellet), *Acetabularia* (siehe Squinabol), *Acicularia* (siehe Andreae, S. 278) und die zweifelhafte *Clypeina* (nach Morellet).

Im Miozän sind mehrere Arten von *Acicularia* gefunden worden. Interessanter ist *Karrereria miocaenica* Karrer spec., die der eozänen *Karr. zitteli* sehr ähnlich ist.

Angaben über pliozäne Dasycladaceen sind mir nicht bekannt geworden.

Wir überblicken zuletzt die rezenten Gattungen und ihre vermutlichen Beziehungen zu fossilen Formen. Daß *Neomeris* von *Triptoporella* und *Cymopolia* von *Neomeris* abzuleiten sein dürfte, wurde schon erwähnt. *Bornetella* geht meiner Meinung nach zunächst auf *Goniolina* zurück. *Gon. geometrica* ist vielleicht der direkte Vorfahre von *Born. capitata*. Dagegen dürfte es notwendig sein, als Ahnen der keulenförmigen Arten, wie *Born. nitida*, eine noch unbekannte längliche *Goniolina* anzunehmen. Die Acetabularieen als Ganzes sind von den Neomereen abzuleiten. Die lebende *Halicoryne* zeigt uns einen Typus, auf den sich wohl alle anderen Angehörigen der Gruppe zurückführen lassen. Von jener schlecht bekannten tertiären Form, die vielleicht als Vorfahre von *Halicoryne* in Betracht kommt, war schon oben die Rede. Unter den Dasycladeen läßt sich *Batophora* stammesgeschichtlich am besten einreihen. Wir können sie sehr gut von *Thyrsoporella* ableiten, die wahrscheinlich ihrerseits auf *Palaeocladus* zurückgeht. Von dieser Gattung dürfte auch *Dasycladus* abstammen, aber längs einer anderen, mehr direkten Linie, ohne Zwischenschaltung einer Form mit fertilen Verzweigungen höherer Ordnung. Aus *Dasycladus* ist wohl *Chlorocladus* entstanden, wenn er nicht etwa doch zu den Neomereen gehört, was mir nicht ganz unmöglich scheint. Eine sichere Entscheidung der Frage wäre nur durch die Beobachtung der Fortpflanzung zu erreichen. Die echten Dasycladeen sind nach dem Gesagten phylogenetisch von den Neomereen, mit denen sie bisher meist in enge Beziehungen gebracht wurden, ganz unabhängig. Die Verschiedenheit spricht sich auch in der Ontogenie aus. Denn während die Wirteläste aller Neomereen in gewissen Jugendstadien mit Haaren endigen und überhaupt *Oligoporella* ungemein stark ähneln, fehlen solche Haare in der Ontogenie von *Dasycladus* und *Batophora*, unter deren Vorfahren ja keine haartragenden Formen sind.

II. Die Entwicklung der einzelnen Merkmale.

Besonders in der paläontologischen Literatur der letzten Jahre begegnet man wiederholt der Ansicht, daß die Erforschung der fossilen Formen nur in einer einzigen Weise zur Aufklärung stammesgeschichtlicher Fragen beitragen kann, nämlich durch den Nachweis von geschlossenen Artreihen. Es scheint mir jedoch, daß es mindestens noch einen anderen Weg gibt, der es ermöglicht, ganz sichere Aussagen über die phylogenetische Entwicklung einer Gruppe zu gewinnen. Vorausschicken möchte ich, daß jede phylogenetische Auswertung spezieller paläontologischer Befunde die Abstammung der Arten und größeren Gruppen voneinander natürlich schon voraussetzt. Dies gilt auch für die am besten geschlossene Artreihe. Ohne diese Voraussetzung könnte ich immer annehmen, daß die einzelnen einander noch so ähnlichen, stratigraphisch aufeinander folgenden Mutationen eben doch nicht genetisch zusammenhängen. Wirklich beweisen in dem Sinn, daß sie aus einer Theorie zu einer Tatsache wird, könnte die Abstammungslehre nur das Experiment. Wenn wir aber die Deszendenz im allgemeinen als gegeben annehmen, so ist folgender Schluß gewiß zulässig: Finde ich, daß innerhalb einer Gruppe ein bestimmtes Organ zu einer bestimmten geologischen Zeit allgemein eine gewisse Beschaffenheit a hat, daß zu einer späteren Zeit Formen mit einer anderen Ausbildung b dieses Organes auftreten und daß unter den lebenden Arten schließlich durchwegs nur die neue Ausgestaltung b vorkommt, so ist bewiesen, daß sich dieses Organ auch innerhalb jeder einzelnen bis zur Gegenwart reichenden Stammreihe von dem Zustand a zu dem Zustand b weiter entwickelt haben muß. Durch Studien dieser Art gewinnt man eine Erkenntnis von dem, was man gewöhnlich die Entwicklungsrichtung oder Entwicklungstendenz einer Gruppe nennt und erst dadurch wird man in den meisten Fällen überhaupt in den Stand gesetzt, konkretere phylogenetische Zusammenhänge zu erfassen. Es soll deshalb hier kurz über die Entwicklung der wichtigsten Organe und Merkmale der Dasycladaceen berichtet werden, als eine Ergänzung und Begründung für das, was bei der vorhergehenden Aufzählung der Gattungen über ihren vermutlichen Zusammenhang gesagt wurde. Von den Cyclocrineen und Primicorallineen soll dabei wenig die Rede sein, weil es doch wohl klar ist, daß diese Gruppen früh erloschene Seitenzweige bilden, während die triadischen Arten nur an die Dasycorellen angeknüpft werden können.

In bezug auf die äußere Gesamtform kann man unter den verticillierten Siphoneen recht ungezwungen eine beschränkte Anzahl von Grundtypen unterscheiden, die in verschiedenen Gruppen wiederkehren.

1. Der Stabtypus.

a) Der ungegliederte Stab. *Macroporella*, *Oligoporella*, *Rhabdoporella*, *Priniorallina* usw. Diesem Typus gehören die ursprünglichsten triadischen Arten an. Er bildet den Ausgangspunkt für alle Formen, die im Mesozoicum und Känozoicum auftreten. Entgegen meiner früheren Vermutung gehören zu ihm offenbar auch mehrere tertiäre Arten von *Neomeris*.

b) Der gegliederte Stab. *Actinoporella*, mehrere Arten von *Tentloporella*, von *Diploporella* usw. Da dieser Typus im Paläozoicum vollständig fehlt, ist er offenbar von dem vorhergehenden abzuleiten. Daß aber auch die umgekehrte Entwicklung vorkommt, zeigt das nicht seltene Auftreten einer rudimentären Gliederung der Schale.

2. Ungegliederte Büsche. Dieser Typus ist ziemlich selten. Er findet sich einesteils im Paläozoicum (*Vermiporella*, *Anthracoporella*), andernteils im Tertiär (als Seltenheit bei *Thyrsoporella*). Bei rezenten, normal unverzweigten Arten kommt die Gabelung des ganzen Thallus gelegentlich als Abnormität vor. Sie dürfte wohl auch phylogenetisch als plötzliche Mutation aufgetreten sein.

3. Der Perlschnurtypus unterscheidet sich vom gegliederten Stab dadurch, daß die Gestalt der Wirteläste innerhalb jedes Gliedes sich in gesetzmäßiger Weise ändert. Die Form der Glieder ist meist nicht zylindrisch, sondern mehr gerundet. Es gibt verzweigte und unverzweigte Algen dieses Typus, die im fossilen Zustand aber kaum sicher auseinander zu halten sind, weil die Gabelung fast immer an den unverkalkten Gelenken erfolgt (Ausnahme *Belzungia*). Dem Perlschnurtypus gehört *Mizzia*, *Cymopolia*, *Karrerina*, *Belzungia* an. Die Gliederung dieser Gattungen stammt wahrscheinlich nicht von der viel einfacheren Segmentierung, die wir beim gegliederten Stabtypus finden, sondern ist selbständig aus dem Keulen- oder Kugeltypus mittels einer Art Durchwachsung der Stammzelle hervorgegangen. Dahin deuten wenigstens manche Beobachtungen an rezenten kugeligen Formen.

4. Der Keulentypus ist mit dem Stabtypus durch alle Übergänge verbunden. Er ist in der Trias noch selten und nur durch langgestreckte, dünne Formen vertreten, im Jungmesozoicum und Känozoicum dagegen sehr häufig. Hierher gehören manche Tentloporellen und Diploporen. *Palaeocladius*, *Triploporella*, *Dasycladus*, mehrere Arten von

Bornetella und *Neomeris* usw. Nur sehr selten ist die Keule gegliedert (*Diplopora claraeformis*). In solchen Fällen ist die Gliederung höchst wahrscheinlich älter als die Keulenform.

Manchmal zerfällt der Thallus sehr deutlich in einen zylindrischen Hals und einen kugel- oder eiförmigen Kopf, so bei *Petrascula globosa*, *Conipora claraeformis* u. a. Die Ursache der Entwicklung dieser Gestalt ist in einer Differenzierung zwischen den unteren und oberen Wirtelästen zu suchen, auf die wir noch zurückkommen.

5. Der Kugeltypus unterscheidet sich von der gestielten Keule dadurch, daß nur die Kugelfläche aus den Enden der Wirteläste besteht, während der sicherlich stets vorhandene Stiel nur durch die nackte Stammzelle gebildet wird. Bei den rezenten Vertretern des Typus, mehreren Arten von *Bornetella*, werden an dem unteren Teil der Stammzelle einfacher gebaute Äste gebildet, die aber bald abfallen. Der Kugeltypus geht also offenbar in manchen Fällen auf den gestielten Keulentypus zurück. Ob dies auch für die paläozoischen Formen, wie *Cyclocrinus* und *Coelosphaeridium*, gilt, ist allerdings ungewiß.

6. Der Schirmtypus von *Acetabularia* und ihren nächsten Verwandten scheint vor der obersten Kreide nicht vorzukommen. Er dürfte aus der Keulenform hervorgegangen sein. Der wesentliche Punkt dabei ist die Verminderung der Zahl der Wirtel und ihr Auseinanderrücken.

Der innere Bau der Dasyeladaceen wird von drei Regeln beherrscht, die ich als die radiäre Symmetrie, die Metamerie und die Gliederung in Regionen bezeichnet habe. Die radiäre Symmetrie besteht darin, daß gleiche Organe in derselben Anordnung rund um die Stammzelle auftreten. Die Metamerie kommt erst im Laufe der Stammesentwicklung zum Ausdruck. Sie äußert sich darin, daß gleiche Gruppen seitlicher Organe sich längs der Stammzahl wiederholen. Die Metameren erster Ordnung sind die Wirtel. Im Paläozoicum fehlt die Anordnung der Zweige in Wirteln noch durchgehends. Vom Lias an kennen wir dagegen keine Arten mit regellos gestellten Kurztrieben mehr. Nicht selten sind die Wirtel dann zu Metameren zweiter Ordnung zusammengefaßt, innerhalb derer sich die Form der Äste periodisch ändert. Beispiele dafür sind mehrere Arten von *Teutloporella*, die Acetabulariaceen und die Arten des Perl schnurtypus, wie *Mizzia* und *Cymopolia*. Unter Regionenbildung verstehe ich die Erscheinung, daß der Thallus in einige wenige Hauptabschnitte mit stark verschiedener Ausbildung der Wirteläste zerfällt. Sie ist — wie wir noch deutlicher sehen werden —

stets der ontogenetische Ausdruck einer komplizierten Phylogenie und kommt dementsprechend hauptsächlich bei hochentwickelten Formen vor.

Eine gesetzmäßige Zunahme der Größe der Arten innerhalb der einzelnen Stammreihen, wie man sie bei den Wirbeltieren meist findet, konnte bei den Dasycladaceen bisher nicht festgestellt werden. Übrigens sind die Unterschiede der absoluten Größe innerhalb der Familie außerordentliche. Die stattlichsten Arten, wie manche Mastoporen, haben einen gut hundertmal so großen Durchmesser, wie die kleinsten, wie *Thyrsoporella cancellata*.

Anschließend an diese Ausführungen über die Gesamtform sei noch die Entwicklung der wichtigsten Organe kurz überblickt. Die Stammzelle ist ursprünglich eine Art Universalorgan, das außer der Leitung der Assimilate auch der Fortpflanzung und sicherlich auch der Assimilation dient, während die Wirteläste anfangs hauptsächlich die Verbindung der Stammzelle mit der Außenwelt durch die Kalkhülle hindurch besorgen. Im Laufe der Stammesgeschichte werden immer mehr Funktionen auf die Kurztriebe übertragen. Die Stammzelle wird immer ausschließlicher zu deren bloßem Träger. Damit hängt zusammen, daß sie bei den ursprünglichen Gattungen im Vergleich zur Länge der Wirteläste weitaus dicker ist, als bei den lebenden.

Die Wirteläste endigen ursprünglich — so bei allen paläozoischen Arten — mit einer schwach gewölbten Außenfläche oder höchstens mit einer stumpfen Spitze. Haarförmige Assimilatoren treten erst in der Trias auf. Im weiteren Verlauf der Phylogenie erfolgt aber eine Art Umkehrung der Entwicklung, indem aus den haarförmigen sekundären Wirtelästen wieder Rindenzellen werden, wie aus der Ontogenie der rezenten Gattungen *Cymopolia*, *Neomeris* und *Bornetella* sicher hervorgeht.

Die Verzweigung der Wirteläste scheint auf zwei ganz verschiedenen Wegen zustande gekommen zu sein. Die primären Äste der meisten rezenten Arten dürfen den Kurztrieben der triadischen Formen homologisiert werden, während die sekundären Äste durch eine Vermehrung der haarförmigen Astendigungen entstanden. Daneben wurde aber scheinbar noch ein zweiter Weg beschritten, der uns durch die eigentümlichen Vestibula von *Diplopora hexaster* und *Dipl. helvetica* angedeutet wird. Bei weiterer Entwicklung dieser Ausstülpungen der Stammzelle wurden die Astbüschel zu sekundären Ästen, die primären Äste dagegen sind Neubildungen. Vielleicht ist dies die Geschichte der Wirteläste von *Dasycladus*.

Die Sporen wurden ursprünglich, wie schon erwähnt, in der Stammzelle gebildet. Wir kennen im ganzen Paläozoicum keinerlei Andeutung von fertilen Wirtelästen. Im Laufe des Mesozoicums wird die Sporenbildung immer allgemeiner in die primären Wirteläste verlegt. In der Oberkreide erscheinen zum erstenmal selbständige Sporangien. Die Verlegung der Sporen aus der Stammzelle in die Wirteläste und aus diesen in besondere Sporangien muß wohl durch sprunghafte Mutationen von ziemlich großem Betrag erfolgt sein. Viele Beobachtungen an verschiedenen rezenten Algen zeigen, daß ein solches Auftreten von Fortpflanzungszellen an abnormen Stellen durchaus nicht selten ist.

Das über die Entwicklung der Wirteläste Gesagte wird noch besser verdeutlicht werden, wenn wir versuchen aus den bisher bekannten Formen eine Anpassungsreihe zusammenzustellen. Es muß wohl nicht eigens betont werden, daß es sich dabei nicht um eine wirkliche Stammbaumreihe handelt.

1. Den Ausgangspunkt bildet ein gegen außen mäßig erweiterter, in der Schalenoberfläche durch eine Außenmembran abgeschlossener, ziemlich kurzer, unverzweigter Ast von rundem, nicht polygonalem Querschnitt, wie bei *Vermiporella*.

2. Die Außenmembran erhebt sich zu einer zunächst noch kurzen Spitze.

3. Ausbildung eines haarförmig endigenden Astes, wie bei *Oligoporella*.

4. Entwicklung des primären Wirtelastes zu einem Sporenschlauch, an dem zunächst nur ein haarförmiger Assimilator sitzt. Vielleicht bei manchen Teutloporellen verwirklicht.

5. Vermehrung der Assimilatoren, wodurch der Wirtelast von *Triploporella* entsteht.

6. Der proximale Teil der Haare wird zu Rindenzellen umgeformt, der distale Teil wird bald abgeworfen. Beispiel *Goniolina*.

7. Die Sporenbildung wird in eigene Sporangien verlegt: *Bornettella*. In manchen Fällen entwickelt sich nur ein einziges großes Sporangium unten an jedem primären Wirtelast. Beispiel die schon erwähnte *Dactylopora cylindracea* Carpenter non Lamarek.

8. Die Anheftungsstelle des Sporangiums wird sekundär zum Ende des verkürzten primären Astes. Die sekundären Zweige werden zu haarartigen Rudimenten. *Halicoryne*.

9. Die Sporangien eines Wirtels verwachsen miteinander. Die Rückbildung der sekundären Äste schreitet weiter fort. Die Zahl der Wirtel nimmt sehr ab. *Acetabularia*.

Bei der zu *Neomeris* führenden Reihe ist, wie aus *Meminella* hervorgeht, die Aufeinanderfolge der Stadien 6 und 7 vertauscht.

Eine weitere Reihe führt von den Wirtelästen der *Diploporella* über *Palaeocladus* und *Thyrsoporella* zu denen von *Batophora* wieder eine andere von *Macroporella* über *Stichoporella* zu *Dactylopora*.

Es ist nicht notwendig, auch diese näher zu besprechen.

Auf die Entwicklung der Kalkhülle soll hier nicht eingegangen werden. Es sei nur bemerkt, daß auch die verschiedenen Formen der Gliederung des Skelettes von mehreren Stämmen selbständig erworben wurden. Daß eine sekundäre Rückbildung der Gliederung oft deutlich zu erkennen ist, wurde schon erwähnt.

III. Die wesentlichen Merkmale der Stammesgeschichte der Dasycladaceen.

Obwohl unsere Kenntnis der Geschichte der *Siphonocoe verticillatae* sicherlich noch eine sehr unvollständige ist, übertrifft sie doch schon jetzt unser Wissen von der Entwicklung fast aller lebenden Familien von Pflanzen oder Tieren, teils was die Länge des Zeitraumes betrifft, den wir zu überblicken vermögen, teils durch die Einsicht in die wesentlichen Organisationsmerkmale der fossilen Vorfahren. Dazu kommt, daß die Familie niemals übermäßig formenreich war, was das Verfolgen der phylogenetischen Zusammenhänge sehr erleichtert. Die relative Einfachheit der Organisation macht es möglich, sicherer als bei höheren Formen zu erschließen, welche systematische Stellung wir hypothetischen Ur- und Zwischenformen geben würden. Es kann deshalb die Aufgabe nicht von der Hand gewiesen werden, schon jetzt zu untersuchen, was sich aus der geologischen Geschichte der Dasycladaceen über den allgemeinen Gang der Entwicklung der Organismen und im besonderen der Algen an Regeln absehen läßt.

Die erste Schlußfolgerung, die sich aufdrängt, ist eine wenig ermutigende. Aus den vorhergehenden Ausführungen leuchtet wohl unmittelbar ein, daß es fast unmöglich ist, die phylogenetischen Verhältnisse innerhalb einer Algenfamilie oder ihre Beziehungen zu anderen Gruppen aus den rezenten Formen allein zu erschließen. Die hervorragendsten Forscher auf dem Gebiet der lebenden Algen ließen sich bei ihren phylogenetischen Versuchen von dem Bestreben leiten, die Familie der Dasycladaceen in direkten Zusammenhang mit anderen lebenden Familien,

wie etwa den Siphonocladaceen, zu bringen. Sie konnten nicht wissen, daß die Trennung der einzelnen Grünalgenfamilien tatsächlich offenbar älter ist, als alle in den Erdschichten überlieferten Fossilreste. Die Organisation der Familie hat sich während dieser ungeheuren Zeit von Grund aus geändert. Die Stammformen, zwischen denen der Zusammenhang herzustellen wäre, sind ganz anders gebaut, als ihre lebenden Nachkommen. Viele Merkmale, die für alle rezenten Dasycladaceen bezeichnend sind, fehlen zur Zeit ihres ersten Auftretens vollständig. Ohne die Kenntnis dieser primitiven Urformen ist deshalb auch keine Vermutung über die wahre phylogenetische Verwandtschaft der Familien möglich. Daraus folgt allerdings, daß wir kaum hoffen können, die Verwandtschaften innerhalb der Algen jemals in befriedigender Weise zu durchschauen, weil wir ja nur von ganz wenigen Gruppen sichere und anatomisch lehrreiche Fossilreste kennen.

Die Betrachtung der ältesten und primitivsten Dasycladaceen erregt die Vermutung, ob nicht zwischen dieser Familie und den Codiaceen, die im Untersilur schon hoch spezialisierte Vertreten haben, gewisse stammesgeschichtliche Zusammenhänge bestehen. Gattungen wie *Vermiporella* erinnern auffallend an die einzelnen Zellschläuche, die beispielsweise den Thallus gewisser Udoteen aufbauen. Als gemeinsame Ahnenform der beiden Familien könnten wir uns — allerdings in einer Zeit lang vor dem Absatz der ältesten fossilführenden Schichten — eine Alge denken, die nur aus einem Schlauch mit kurzen seitlichen Ausstülpungen und einer Kalkkruste zwischen diesen bestand. Von hier aus hätte die Entwicklung zwei Hauptrichtungen eingeschlagen, indem der Schlauch sich entweder stark verzweigte, so daß schließlich eine Art Gewebe entstand, oder aber sich vergrößerte, wobei die Ausstülpungen sich besser abgliederten und zu Wirtelästen wurden.

Auch innerhalb derselben Familie ist es nur selten richtig, eine lebende Gattung direkt auf eine andere zurückzuführen. Bei den Dasycladaceen kennen wir allerdings einige Fälle, in denen es auch nach der Untersuchung der fossilen Formen den Anschein hat, daß eine primitivere Stammgattung neben ihren spezialisierten Nachkommen fast unverändert bis heute weiterlebt. So würden wir eine direkte Vorfahrenform von *Aciularia* wohl zur Gattung *Halicoryne* stellen. *Neomeris*, die schon im Cenoman erscheint, ist höchst wahrscheinlich der Ahne von *Cymopolia*, die erst aus der obersten Kreide angegeben wird, und *Chlorocladus* geht vielleicht auf *Dasycladus* zurück. In den meisten Fällen laufen aber die Stammreihen der einzelnen Untergruppen der

Dasycladaceen erst weit unten in der geologischen Vergangenheit zusammen.

Gute Zwischenformen zwischen Gattungen sind bei den Dasycladaceen ebenso wie in den meisten andern Organismengruppen selten. Das beste Beispiel für eine solche ist wohl *Cynopolia tibetica*, die in der Mitte zwischen *Cynopolia* und *Karrerieria* steht. (Siehe oben. Man beachte auch die zeitliche Aufeinanderfolge!) Recht überzeugend ist *Oligoporella prisca*, deren basale Teile so zu sagen noch der Gattung *Macroporella* angehören. In *Diplopore helvetica* dürfen wir mit gutem Grund den direkten Vorfahren von *Palaeocladus mediterraneus* erblicken, denn beide stimmen in dem sonst nirgends vorkommenden Merkmal der Einschnürungen der Äste überein, die ältere Form zeigt deutliche Orientimente der primären Wirteläste der jüngeren und Spezialisationskreuzungen fehlen vollständig. Mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit können wir auch *Goniolina geometrica* für den direkten Vorfahren von *Bornetella capitata* halten. In der Gattung *Meminella* haben wir einen schönen Übergangstypus zwischen *Triploporella* und *Neomeris* kennen gelernt. Die zeitliche Anordnung der bisher bekannten Arten entspricht hier allerdings nicht dem morphologischen Verhältnis. Einige der angeführten Beispiele zeigen, daß wir immerhin in manchen Fällen schon kleine Artreihen aufstellen können, die von einem Genus zu einem andern führen, wenn auch die Zahl der Glieder der Reihen noch zu gering ist.

Ungewöhnlich interessant wegen ihrer großen Deutlichkeit ist bei den Dasycladaceen die Beziehung der Ontogenie zur Phylogenie. Das sog. biogenetische Grundgesetz dürfte kaum bei irgend einer anderen Pflanzengruppe eine so umfassende Bedeutung haben. Die Gründe für diese Verhältnisse sind hauptsächlich die folgenden: Die Jugendstadien der rezenten Arten dauern lange Zeit an und sind daher relativ leicht zu beobachten. Sie leben, was besonders wichtig ist, genau unter denselben Bedingungen wie die heutigen und früheren Reifezustände, weshalb kánogenetische Abänderungen nur eine geringe, leicht erkennbare Rolle spielen. Auch die fertilen Individuen zeigen an ihrer Basis primitiv gebaute Wirtel. Die Sache verhält sich ähnlich, wie bei den inneren Windungen der Cephalopoden. Als Bedingung für die Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes wird allgemein gefordert, daß die Jugendformen tatsächlich mit bekannten, geologisch älteren erwachsenen Typen übereinstimmen. Diese Forderung ist bei vielen Dasycladaceen in geradezu idealer Weise erfüllt. Ich erinnere an die außerordentliche Übereinstimmung der Vortriebe von *Neomeris* mit *Oligo-*

porella. Die angeführten Umstände ermöglichen es in manchen Fällen, die Erkenntnis älterer, z. B. triadischer Vorfahren rezenter Gattungen vorweg zu nehmen und auf Grund dieser Anhaltspunkte dann die Zwischenformen im jüngeren Mesozoicum aufzusuchen. Eine solche Durchdringung der embryologischen und paläontologischen Forschungsweise erhöht, wenn man sie mit der nötigen Kritik anwendet, sicher sehr die Verlässlichkeit der Ergebnisse.

Mit diesen besonderen Verhältnissen hängt offenbar auch die Regionenbildung im Thallus vieler Dasycladaceen zusammen. Sie kommt dadurch zustande, daß im unteren Teil der Pflanze, wie erwähnt, oft sterile Wirtel auftreten, die älteren phylogenetischen Stadien nahe stehen (*Neomeris*, *Palaeocladus*, *Oligoporella prisea*). Manchmal ist eine solche Beziehung allerdings auch nicht zu erkennen, wie bei *Petrascula*.

Schon aus den vorhergehenden Ausführungen erhellt, daß parallele Entwicklung in der Stammesgeschichte der Dasycladaceen eine sehr große Rolle gespielt hat. (Die Aufdeckung der großen Bedeutung dieser Erscheinung in der Phylogenie überhaupt halte ich für eines der wichtigsten Ergebnisse der Paläontologie.) Einige der auffallendsten Beispiele von Parallelismus seien ins Gedächtnis zurückgerufen:

Die Wirtelstellung der Äste wurde selbständig erworben innerhalb der Gattung *Teutloporella*, beim Übergang von *Macroporella* zu *Stichoporella* und von den Vorfahren von *Oligoporella*.

Haarförmige Assimilatoren sind bei den Vorfahren von *Teutloporella*, beim Übergang von *Macroporella* zu *Oligoporella* und innerhalb der Gattung *Diploporella* gesondert entstanden.

Für die selbständigen Sporangien müssen wir sogar eine mindestens fünfmalige getrennte Entstehung annehmen: bei den Vorfahren von *Neomeris*, *Dasycladus*, *Bornetella*, *Dactylopora* und *Batophora*. Wahrscheinlich würde sich diese Zahl bei genauerer Kenntnis der einzelnen Stammlinien noch vermehren. Bei *Neomeris* und *Dasycladus* einerseits, den drei nachher genannten Gattungen andererseits ist die Ähnlichkeit der Sporangien so groß, daß früher auf eine gemeinsame Abstammung geschlossen wurde.

Fast selbstverständlich ist, daß die weiter oben aufgezählten Typen der Gesamtform in verschiedenen Stämmen getrennt zustande gekommen sind. Es braucht nur an die große äußere Ähnlichkeit zwischen *Cyclocrinus* und *Goniolina* oder zwischen *Mizzia* und *Cymopolia* erinnert zu werden.

Es sind aber Andeutungen vorhanden, daß nicht nur einzelne Merkmale, sondern auch ganze Gattungen durch Entwicklung entlang

mehrerer paralleler Linien entstanden sind. Man kann vermuten, daß die beiden Gruppen der *Bornetella nitida* und der *Born. capitata* selbständig aus einer noch unbekannten Art von *Goniolina* und aus *Goniolina geometrica* hervorgegangen sind. Ebenso ist es wahrscheinlich, daß es verschiedene Arten von *Palaeocladus* gab, die teils auf *Diplopora helvetica*, teils auf *Dipl. hexaster* zurückgingen. Endlich müssen wir mit der Möglichkeit rechnen, daß die Gattung *Gyroporella* sich zweimal durch gleichsinnige Umformung der Wirteläste aus *Macroporella* entwickelt hat.

Wir sprechen von Parallelismus nur dann, wenn sich der morphologische Unterschied zweier Gruppen bei der Weiterbildung nicht merklich ändert. Es kommt aber auch vor, daß sehr ähnliche Gebilde aus verschiedenen Ausgangsstadien und auf verschiedenen Wegen entstehen. Diese Erscheinung bezeichnen wir als Konvergenz. Auch dafür findet man innerhalb der untersuchten Familie einige gute Beispiele. Wohl das Auffallendste ist die außerordentliche Ähnlichkeit der Kurztriebe von *Primicorallina* mit sterilen Ästen von *Dasycladus*. Trotzdem müssen wir bei dem ungeheuren zeitlichen Abstand der beiden Gattungen annehmen, daß sie auf durchaus verschiedenem Weg entstanden sind. Ein anderer Fall von Konvergenz sind wahrscheinlich die primären Wirteläste von *Palaeocladus*, die abgegliederte Teile der Stammzelle sind, und die von *Triploporella*, die den primären Ästen der triadischen Formen entsprechen. Bei manchen Arten von *Diplopora* entwickeln sich aus haartragenden Seitenästen Sporangien, die denen von *Gyroporella* gleichen, die von den ganz anders geformten Kurztrieben von *Macroporella* abzuleiten sind. Außerordentlich groß ist die Übereinstimmung im Bau des sehr zarten Kalkskelettes bei der rezenten *Bornetella* und der silurischen *Mastopora*.

Wenn wir irgend einen Organismus, dessen Lebensbedingungen wir genau genug kennen, eingehend untersuchen, finden wir fast immer, daß zahlreiche voneinander scheinbar unabhängige Merkmale dahin zusammen wirken, eine bestimmte Lebensweise zu ermöglichen. Das Zusammenvorkommen dieser Merkmale wäre als bloßer Zufall äußerst unwahrscheinlich. Wir müssen deshalb annehmen, daß in einem bestimmten Ausmaße, das zunächst nicht näher festgelegt werden kann, die Funktion die Ursache des Baues ist. Insoweit dies der Fall ist, sprechen wir von Anpassungen. Wie schon an anderer Stelle auseinandergesetzt wurde, verstehe ich unter Anpassung jeden phylogenetischen Prozeß, durch den entweder der mögliche Höchstbetrag oder der Nutz-

effekt irgend einer Funktion gesteigert wird. Da es aber zwischen den Organismen, beispielsweise zwischen den Arten einer Gattung, auch viele Unterschiede gibt, für die wir eine solche teleologische Bedeutung nicht zu erkennen vermögen, werden wir zu der Vermutung gedrängt, daß es auch atelische phylogenetische Veränderungen gibt. Freilich ist dieser Schluß im einzelnen Fall meist nicht so zwingend, wie der auf die Existenz von Anpassungen, weil wir nie wissen können, wieviel von der scheinbaren Nutzlosigkeit eines Merkmales nur durch unsere Unkenntnis seiner Bedeutung bedingt ist. Von den atelischen Veränderungen mögen viele auf Korrelation beruhen. Wenn nämlich der Genotypus einer Form infolge eines Anpassungsprozesses verändert wird, werden dadurch zahlreiche phänotypische Verschiedenheiten entstehen, die keine funktionelle Bedeutung haben. Wahrscheinlich gibt es aber außerdem Änderungen des Genotypus, die auch indirekt mit keiner Anpassung in Beziehung stehen. Diese genauer zu erörtern würde uns zu weit führen. Dagegen haben wir uns noch einmal den Anpassungen zuzuwenden. Viele unter ihnen ermöglichen Funktionen, die nur unter ganz bestimmten Lebensverhältnissen notwendig sind. Ich verweise auf die Anpassungen an den Flug, das aktive Schwimmen, die Brandung, die Wüste. Es gibt aber auch Lebenstätigkeiten, die unter allen Umständen für alle Organismen notwendig sind. Im wesentlichen handelt es sich dabei um die Ernährung und Fortpflanzung, bei den Tieren auch um die Empfindung. Den Grad der Anpassung an diese Tätigkeiten bezeichnen wir als die Organisationshöhe. Es ist nun zu prüfen, in welchem Ausmaß wir die Entwicklung der Dasy-cladaceen schon heute in Anpassungsprozesse auflösen können.

Die Entstehung der Kalkhülle selbst fällt eigentlich nicht in den Kreis dieser Betrachtungen, weil sie einer vorpaläontologischen Zeit angehört. In irgend einer Weise wird es sich dabei wohl um eine Schutzeinrichtung handeln. Vielleicht war der Thallus der ältesten Gattungen mehr kriechend als aufrecht. Nachdem sich die stabförmige Gestalt ausgebildet hatte, erforderte die Wasserbewegung überall dort eine besondere Anpassung, wo die Algen im Bereich der Wellen lebten. Als eine solche Anpassung darf man wohl schon die Verkürzung der ganzen Pflanze, die zur Keulenform und schließlich zur Kugelform führte, auffassen. Noch deutlicher ist die Beziehung zum Wellenschlag bei der Gliederung der Schale, die ein mehr oder weniger vollkommenes Nachgeben der Pflanze ermöglicht. Die Gliederung des Skelettes gibt sich auch dadurch als eine echte Spezialisierung zu erkennen, daß sie bei

mehreren Reihen rudimentär wird. Die Dicke der Schale wird übrigens, wie wir aus Beobachtungen an der rezenten *Acetabularia* wissen, nicht nur durch mechanische Einflüsse bestimmt, sondern in hohem Grad auch durch die Lichtstärke. Der Kalk dient als Lichtschutz für die Chlorophyllkörner. Das Vorhandensein oder Fehlen einer Verkalkung der Außenmembranen der Wirteläste bei der karbonischen *Mizzia* ist wahrscheinlich auf Unterschiede in der Belichtung zurückzuführen.

Eine Steigerung der Organisationshöhe haben wir zunächst in der Verbesserung der Assimilatoren im Laufe der Entwicklung zu erblicken. Im Paläozoicum und teilweise noch in der Trias findet man stumpf endigende Wirteläste, die aber nicht sehr dicht stehen und keine Rindenschicht bilden. Im jüngeren Mesozoicum und im Känozoicum kommt dieser Typus, der die verfügbare Fläche sehr ungenügend ausnützt, bei verkalkten Arten nicht mehr vor. Es wird vielmehr immer eine Rindenschicht aus polygonalen, dicht aneinander schließenden Zellen gebildet, wenn nicht haarförmige Assimilatoren vorhanden sind. Sehr merkwürdig und schwer zu deuten ist der zweimalige Wechsel in der Gestalt der Zweigenden bei dem Hauptstamm der Dasycladaceen. Aus kurzen, breit endigenden primären Ästen entwickeln sich zunächst solche mit einer haarförmig verlängerten Spitze. Im weiteren Verlauf aber, nachdem sich die Verzweigung der Wirteläste ausgebildet hat, werden die distalen Teile der Haare rückgebildet und ihre Basalstücke nehmen die Gestalt von Rindenzellen an. Es liegt also eine teilweise Umkehrung der Entwicklung vor. Den wahren Grund dieses eigentümlichen Vorganges zu erkennen, ist sehr schwierig. Manche Beobachtungen deuten darauf hin, daß die beiden Hauptformen der Assimilatoren etwas verschiedenen Lebensbedingungen entsprechen, daß Arten mit haarförmigen Zweigenden in unreinen Kalken wesentlich seltener sind, als in reinen. Man könnte daraus vielleicht schließen, daß der dichte Haarpelz einer Verschlammung zu sehr ausgesetzt war. Es ist aber auch zu bedenken, daß die Formen mit Haaren durchwegs von Gattungen stammen, bei denen noch keine geschlossene Rindenschicht entwickelt war. Es kann sein, daß die Haare zwar günstiger, als dieser primitive Zustand, aber doch weniger geeignet, als eine wohl entwickelte Rindenschicht sind. Es ist aber auch sehr wohl denkbar, daß bei dem merkwürdigen Entwicklungsvorgang noch ganz andere, kaum sicher erkennbare Faktoren mitspielen. Salomon u. a. haben darauf hingewiesen, daß gewisse Tiere, besonders Gastropoden, deren Reste in den ladinischen Kalken und Dolomiten relativ häufig sind, wahrscheinlich als diploporophil zu bezeichnen sind, daß sie sich

vorwiegend von Dasycladaceen nährten. Das dichte Haarkleid der in ausgedehnten Beständen beisammen wachsenden Diploporen bildete sicher eine sehr geeignete Nahrung für Meeresschnecken. Wenn nun ganze Gruppen von Tieren sich ausschließlich an diese Nahrung angepaßt hatten, konnte es sein, daß die haartragenden Algen durch allzu große Schädigung im Konkurrenzkampf merklich benachteiligt waren. Die rindentragenden Formen, deren ganze Oberfläche dicht von Kalkleisten durchsetzt ist, dürften dem Schneckenfraß wohl weniger ausgesetzt sein. Der Vorgang wäre dem zu vergleichen, wenn eine Pflanzenart, die in einer Gegend günstige Ertragnisse liefert, in großem Maßstab kultiviert wird, wenn sich infolgedessen ihre Schädlinge sehr vermehren und die Kultur schließlich wieder aufgegeben werden muß. Der Ausdruck „verfehlte Anpassung“ wäre auf einen solchen Fall wohl anwendbar. Wir hätten darunter jeden Anpassungsprozeß zu verstehen, der zwar — wie der Name selbst besagt — unmittelbar nützlich ist, aber relativ bald überwiegend schädliche Folgen hat. (Das „relativ bald“ ist wesentlich, weil letzten Endes scheinbar jede höhere Spezialisierung den Bestand des Stammes gefährdet¹⁾.)

Durch die Verzweigung der Wirteläste, die scheinbar immer von der Verlegung der Sporenbildung in deren basalen Teil begleitet ist, wird offenbar zunächst eine Verdichtung des Haarkleides erreicht. Wir werden uns wohl vorzustellen haben, daß eine bestimmte Dichte der Assimilatoren, bei der sie den Raum entsprechend ausnützen, ohne sich gegenseitig zu sehr zu beschatten, die günstigste ist. Dieses Verhältnis verschob sich, sobald die basalen Abschnitte der Äste in Sporangien verwandelt wurden und für die Assimilation nun, da sie dicht aneinander schlossen, nicht mehr in Betracht kamen. Vom Standpunkt der Belichtung aus war das Ergebnis dasselbe, als wenn die Stammzelle bedeutend dicker geworden wäre. Das Haarkleid war jetzt zu schütter und wurde in der angegebenen Weise verdichtet. Für einen späteren Zustand, nach Ausbildung der Rindenzellen und Sporangien, läßt sich zeigen, daß durch die Vereinigung mehrerer Assimilatoren auf einem gemeinsamen Stiel wesentlich an Material gespart wird. Der Raum zwischen Rinde und Stammzelle ist viel weniger dicht von pflanzlicher

¹⁾ Eine Entwicklung, deren Ergebnis unmittelbar überwiegend schädlich ist, wäre mit Handlirsch (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1915, Sitzungsber. S. 119) als dystelisch zu bezeichnen. Mit der Annahme eines solchen Vorganges wird man ungemein vorsichtig sein müssen. Am ehesten könnte er wohl noch als geringe Hypertelie unter sehr günstigen Lebensbedingungen vorkommen.

Substanz erfüllt, als wenn jede Rindenzelle auf einem eigenen Stiel sitzt, wie bei den Dactyloporen, bei denen man also wieder von verfehlter Anpassung sprechen könnte.

Auch das Auftreten von Astbüscheln scheint seinem Wesen nach nichts anderes als eine Vermehrung der Assimilatoren bei zunehmender absoluter Größe der Pflanze zu sein. Natürlich hätte die Vermehrung auch ohne Anordnung in Büschel erfolgen können. Äußerlich dürften eine *Tentloporella* und eine behaarte *Diplopore* kaum zu unterscheiden gewesen sein. Der Unterschied zwischen ihnen ist in dem weiter unten genauer zu bestimmenden Sinn nur zufällig. Eine Spaltung der Zweiganlage in mehrere Teile ist ja an sich kein unwahrscheinlicher Vorgang.

Durch die Verlegung der Sporenbildung in die Wirteläste und schließlich in besondere Sporangien wird wohl hauptsächlich die richtige Stoffverteilung erleichtert. Es ist ja bekannt, daß der Bildung der Fortpflanzungszellen bei den rezenten Arten eine durchgreifende Umlagerung der Reservestoffe, der Chlorophyllkörner usw. vorausgeht, die größtenteils in den Sporangien angehäuft werden. Eine solche Zusammenziehung hochwertiger Stoffe kann sicher in blind endigenden Seitenräumen viel besser durchgeführt werden als dort, wo der ganze Saftstrom zwischen der Basis der Pflanze und den Assimilatoren seinen Weg nehmen muß. Ein weiterer Vorteil der zahlreichen getrennten Sporangien mag darin liegen, daß die Fortpflanzungszellen — wahrscheinlich Dauerzysten — allmählich mit der fortschreitenden Zerstörung des Skelettes frei werden, während sie aus der Stammzelle alle zugleich entleert wurden. Übrigens hat der Mechanismus zur Verstreuerung der Sporen bei den fossilen Arten offenbar ziemlich schlecht funktioniert, wie die zahllosen Exemplare mit gefüllten Sporangien bezeugen, die man gelegentlich findet.

Recht bemerkenswert ist die Tatsache, daß alle jene Stämme, in denen, wie bei *Gyroporella* und *Physoporella*, sämtliche Wirteläste zu Fortpflanzungsorganen umgewandelt und dadurch der Aufgabe der Assimilation entzogen wurden, sehr rasch erloschen sind. Man kann auch hier wieder von verfehlter Anpassung sprechen. Eine Ausnahme davon bildet scheinbar *Acetabularia*. Der Unterschied ist wohl darin begründet, daß die Kurztriebe von *Gyroporella* und *Physoporella* ihrer Form und Verkalkung nach zur Assimilation sehr ungeeignet sind, während die Schirme von *Acetabularia* eine auch für den Lichtgenuß sehr passende Gestalt haben, so daß sie beide Funktionen nacheinander ausüben können. Nach Beginn der Sporenbildung kommt die Assi-

milation ja ohnedies nicht mehr in Betracht, denn auch bei den anderen lebenden Gattungen werden die Assimilatoren dann des größten Teiles ihres Inhaltes entleert.

Die Versuche, Anpassungsvorgänge zu verstehen, verlaufen bei Pflanzen im allgemeinen viel weniger befriedigend, als bei Tieren. Ich glaube nicht, daß man daraus schließen darf, daß solche Vorgänge bei den Pflanzen eine geringere Rolle gespielt haben. Der Grund liegt in etwas anderem: Die Anpassungen der Tiere, mit denen man es hauptsächlich zu tun hat, sind solche an Bewegungen, den Gegenstand der Mechanik, also desjenigen Teiles der Physik, der den einfachsten und klarsten Regeln folgt. Daneben spielen noch Anpassungen an die Sinneswahrnehmungen eine größere Rolle, die den ebenfalls relativ einfachen Gesetzen der Optik und Akustik gehorchen. Auch unterstützt uns beim Verständnis des Tierkörpers gewiß in viel höherem Grad, als wir uns bewußt sind, unsere eigene Erfahrung. Die Pflanzen sind ganz vorwiegend an chemische Vorgänge, an den Lichtgenuß, die Atmung usw., angepaßt, also an Funktionen, die an sich sehr kompliziert und dunkel sind. Dazu kommt noch eins: Eine Anpassung an das aktive Schwimmen ist gleichbedeutend mit einer Anpassung an möglichst rasches Schwimmen. Eine Anpassung an den Lichtgenuß ist aber keineswegs eine Anpassung an möglichst intensive Belichtung, sondern an einen ganz bestimmten Grad von Belichtung, der ebensowenig überschritten als unterschritten werden soll, den wir aber bei fossilen Formen nicht beurteilen können, zumal uns ja auch deren Standortsverhältnisse nicht mit der notwendigen Genauigkeit gegeben sind. Wenn man dies recht bedenkt, werden die obigen Versuche eines teleologischen Verständnisses der Entwicklung der Dasycladaceen vielleicht nicht ganz so ungenügend erscheinen, als auf den ersten Blick. Sie mögen immerhin genügen, zu zeigen, daß wahrscheinlich auch in der Phylogenese der Algen Anpassungen eine wichtige Rolle gespielt haben.

Ein Vorgang, der wahrscheinlich mit Anpassung nichts zu tun hat, ist das, was ich die Festigung der Reaktionsweise im Laufe der Stammesgeschichte nennen möchte. Wir finden durchwegs, und so auch bei den Dasycladaceen, daß die ältesten und ursprünglichsten Typen in vielen Merkmalen bedeutend variabler sind, als die hoch entwickelten. Bei den paläozoischen Dasyporellen ist der Thallus oft unregelmäßig verzweigt, die Dicke der Stammzelle wechselt stark, die Äste sind ganz gesetzlos gestellt. Später finden wir nur Arten von regelmäßiger, stab- oder keulenförmiger Gestalt, mit in Wirteln gestellten Ästen. Wir

können die Ontogenese als eine Reihe von Veränderungen auffassen, deren jede die nächstfolgende auslöst, bis zuletzt ein Zustand erreicht wird, in dem das Plasma vom Körper her keine solchen Reize mehr erhält, auf die es durch starke Wachstumserscheinungen antwortet. Dann können wir uns vorstellen, daß dieser Gleichgewichtszustand ein umso enger begrenzter ist, je feiner das Keimplasma zum Zweck des Aufbaues einer komplizierten Organisation des Körpers auf eine spezielle Reaktionsnorm abgestimmt ist. Man könnte figürlich sagen, daß ein primitives Plasma Zustände des Körpers noch als identisch empfindet, die für ein hochentwickeltes schon stark verschieden sind, so daß es darauf mit Veränderungen reagiert, die die Abweichungen von der Norm schließlich beseitigen.

Dieselbe Betrachtungsweise der Ontogenie wird vielleicht einmal auch ein Verständnis des biogenetischen Grundgesetzes eröffnen. Wenn der erwachsene Organismus unter gleichbleibenden äußeren Bedingungen auf Grund eines Anpassungsprozesses eine neue phänotypische Beschaffenheit erhalten soll, muß der Genotypus geändert werden. Es scheint nun eine verbreitete, allerdings in ihren Ursachen noch ganz dunkle Regel zu sein, daß der Genotypus sich meist so verändert, daß der frühere abschließende Gleichgewichtszustand nunmehr auf das Plasma als Reiz wirkt und noch eine weitere Veränderung auslöst, die bisher unterblieb. Seltener kommt es vor, daß die Reaktionsweise des Plasmas auch auf früheren Entwicklungsstufen von Grund aus geändert und so ein ganz neuer Weg eingeschlagen wird. Wir dürfen vielleicht schließen, daß die Veränderung des Genotypus, die notwendig ist, um dies zu erreichen, viel größer ist, als im ersten Falle. Übrigens mag die „Rekapitulation von Ahnenzuständen“ gerade bei den Dasycladaceen wohl auch eine direkte teleologische Bedeutung haben. Es kann sehr gut nützlich sein, wenn den fertilen Ästen zunächst eine Anzahl steriler Wirtel vorausgehen, die nur der Assimilation dienen und den von den Vortrieben aufgespeicherten Vorrat von Reservostoffen vermehren.

Auf die Frage, wie die stammesgeschichtliche Entwicklung der Dasycladaceen die bisher im wesentlichen nur beschrieben wurde, deszendenztheoretisch zu erklären ist, kann hier nur ganz kurz eingegangen werden. Von der Erklärung der Mannigfaltigkeit innerhalb desselben Anpassungstypus soll überhaupt nicht die Rede sein. Ich habe mich mit diesem Problem in anderem Zusammenhang — bei Cephalopoden, wo es viel augenfälliger ist — früher einmal beschäftigt. Dagegen sollen zwei andere Fragen gestreift werden, die nach der Erklärung

der Anpassungen und die nach der Ursache des Parallelismus der Entwicklungsreihen. Es scheint mir wichtig, sich stets vor Augen zu halten, daß bisher nur ein immanentes Prinzip zur Erklärung der Anpassungen aufgestellt worden ist, nämlich die Selektionstheorie. Alle anderen Erklärungsversuche arbeiten mehr oder weniger bewußt mit transzendenten Prinzipien, wie einer inneren Zweckmäßigkeit der Entwicklung, einem Streben des Organismus oder dergleichen. Übrigens wird der Gedanke der Zielstrebigkeit der Entwicklung auch den empirischen Tatsachen keineswegs gerecht, weil er nicht instande ist, die höchst merkwürdigen Umwege zu erklären, die die Entwicklung oft nimmt, um schließlich zu einem Zustand zu gelangen, der viel einfacher direkt hätte erreicht werden können. Wir können es geradezu als ein grundlegendes Ergebnis der stammesgeschichtlichen Forschung bezeichnen, daß die einzelnen Umformungen zwar oft als unmittelbar nützlich zu verstehen sind, aber mindestens ebenso so oft als zweckwidrig erschienen, wenn man sich vorstellte, daß die Entwicklung planmäßig auf den in der Gegenwart erreichten Zustand hingeleitet wird. Man vergleiche auch das weiter oben über verfehlte Anpassung Gesagte. Es mag sein, daß die Selektionstheorie in vielen Fällen unzulänglich ist. Dann müssen wir uns aber eingestehn, daß — soweit es sich dabei um die Erklärung von Anpassungen handelt — nach ganz neuen, bisher noch vollkommen unbekannten Prinzipien der Entwicklung gesucht werden muß¹⁾.

¹⁾ Es liegt mir ferne, die Möglichkeit der Vererbung von während des Lebens erworbenen Eigenschaften wegen der zweifellos entgegenstehenden vererbungstheoretischen Schwierigkeiten grundsätzlich abzulehnen. Eine gewisse Rolle dürfte dieser Vorgang bei der Anpassung der Organismen auch spielen, beispielsweise in Gestalt von Übungsvererbung oder von Rückbildung funktionsloser Organe. Man sollte seine Bedeutung aber nicht überschätzen, denn in den meisten Fällen ist nicht einzusehen, warum das Ergebnis der direkten Wirkung äußerer Einflüsse eher nützlich als schädlich sein soll. Wenn mir beispielsweise gesagt wird, daß durch die an den Seiten des Körpers eines springenden Eichhörnchens vorbeistreichende Luft ein Reiz ausgeübt wird, der zur Bildung einer Flughaut führt, andererseits aber der ganz ähnliche Wasserstrom bei aktiv schwimmenden Tieren die Körpervorsprünge zum Verschwinden bringen soll, so fühlt sich mein Kausalitätsbedürfnis entschieden nicht befriedigt, sondern ich wundere mich, warum bei einem Delphin nicht ein Hautsaum quer auf die Bewegungsrichtung entsteht. Ich vermag auch nicht zu verstehen, warum die besonders starke Beanspruchung eines Zahnes zum Zerschneiden der Nahrung bei den Nachkommen eher die Ausbildung eines scherenartigen Reißzahnes, als die einer breiten, flachen Krone bewirkt. Denn das Keimplasma kann ja nicht wissen, daß das eine nützlich, das andere aber schädlich ist.

Was nun die Erklärung der parallelen Weiterentwicklung mehrerer Stämme betrifft, so können wir von dem Grundsatz ausgehen, daß die Selektion nur die allgemeine Richtung bestimmen kann, in der bei einer gewissen Änderung der Lebensbedingungen die Entwicklung verlaufen muß. Der nähere Weg aber, der eingeschlagen wird, hängt von dem Material ab, das sich der Selektion bietet, mit anderen Worten von den auftretenden Mutationen, die vom Standpunkt der Anpassung aus zunächst zufällig sind. Es scheint mir nämlich nicht bewiesen zu sein, daß die Mutationen gerichtet sind, d. h. nur in der Richtung der allgemeinen Weiterentwicklung erfolgen. Wohl aber sind sie scheinbar in ihrer Mannigfaltigkeit begrenzt, d. h. ein bestimmter Genotypus kann nur eine beschränkte Anzahl verschiedener sprungweiser Veränderungen erfahren. Vermutlich nimmt die Wahrscheinlichkeit einer Mutation mit ihrem Betrag ab. Kleine Mutationen mögen ziemlich häufig sein, lassen sich aber nur in sehr sorgfältigen Züchtungsversuchen nachweisen, weil sie sonst zu stark von der fluktuierenden Variabilität verdeckt werden. Um nun die parallelen Entwicklungsreihen zu erklären, haben wir noch die nicht unwahrscheinliche Annahme zu machen, daß einander ähnliche Genotypen in analoger Weise mutieren. Unter der beschränkten Anzahl möglicher Abänderungen, die zwei ähnliche Genotypen erleiden können, werden nur wenige sein, die von der Selektion bei einer gegebenen, für beide Formen gleichen Änderung der äußeren Verhältnisse bevorzugt werden. Unter diesen Voraussetzungen erscheint es nicht mehr so verwunderlich, daß die Weiterentwicklung ähnlicher Formen oft durch längere Zeit in übereinstimmender Weise erfolgt. Der Betrag der einzelnen Mutationen war in der Geschichte der Dasycladaceen wohl meist ziemlich gering. In einigen Fällen scheint aber aus der Natur der Veränderung selbst hervorzugehen, daß zum mindesten sein phänotypischer Ausdruck bedeutend war. So bei der Verlegung der Sporenbildung in andere Teile der Pflanze, wahrscheinlich auch bei der Entstehung der Verzweigung der Achsenzelle (wenigstens unter den jüngeren Dasycladaceen).

Vielleicht hat sich schon manchem Leser bei den vorhergehenden Erörterungen über parallele Entwicklung die Frage aufgedrängt, ob denn solche längs mehrerer Stämme entstandene Gattungen oder größere Gruppen nach den Prinzipien der modernen Systematik nicht aufgelöst werden müssen. Ich habe mich mit diesem Thema schon wiederholt auseinandergesetzt. Da es aber bei Gelegenheit ganz anderer Organismengruppen geschah, wird es doch notwendig sein, hier mit einigen

Sätzen darauf zurückzukommen. Der Kern meiner Auffassung ist der Gedanke, daß systematische Kategorien und phylogenetische Reihen begrifflich zwei durchaus verschiedene Dinge sind. Der Begriff der Systematik ist ja kein den biologischen Wissenschaften eigentümlicher. Er muß so gefaßt werden, daß auch die Systematik der Minerale und Gesteine, der psychischen Erscheinungen und der Dichtungsarten durch ihn getroffen wird. Setzen wir System und Stammesgeschichte ohne weiteres gleich, so entziehen wir der Deszendenzlehre einen ihrer stärksten Beweise. Denn gerade der Umstand, daß ein so vollkommenes System der Organismen möglich ist, d. h., daß sie sich so viel besser als beispielsweise die Minerale nach der Ähnlichkeit aller ihrer Merkmale gruppieren lassen, ist nur durch die Annahme der Deszendenz zu erklären.

Die Gattungen und Familien wurden ursprünglich, vor dem Siege der Abstammungslehre, in der Absicht aufgestellt, die einander nach der Gesamtheit aller Merkmale am nächsten stehenden Arten zusammen zu fassen. Dieser Forderung entsprechen die bestehenden systematischen Kategorien, abgesehen von jenen zufälligen Fehlern, die jedem wissenschaftlichen Begriffsgebäude anhaften, und mit Ausnahme jener Gruppen, deren System in jüngster Zeit aus spekulativen Gründen abgeändert wurde. Darwin und seine Schule glaubte nun die Entdeckung gemacht zu haben, daß die Gattungen usw., die sie in der Naturgeschichte vorfanden, im wesentlichen den phylogenetischen Stammreihen gleich seien, daß es nur geringer Korrekturen bedürfte, um beide zur Deckung zu bringen. Diese Korrekturen bemühte man sich durchzuführen. Allmählich verdrängte dabei der neue Begriff der Stammreihe ganz den alten der Gruppe ähnlicher Organismen. Nun hat aber die seit Darwin unvergleichlich mehr ausgebaute Paläontologie bewiesen, daß Darwins Gedanke unrichtig war. Die Stammreihen verbinden oft schon nach kurzem Verlauf Formen, die voneinander so verschieden sind, daß man sie vom morphologischen Standpunkt aus nie in dieselbe Gattung stellen würde. Andererseits gehören einander äußerst ähnliche Formen oft — ja vielleicht in der Regel — verschiedenen Stammreihen an. Besonders ist noch darauf zu verweisen, daß es bei konsequenter Anwendung der phylogenetischen Theorie des Systems fast keine rezenten Gattungen mit mehr als einer Art geben dürfte. Denn es kommt gewiß relativ selten vor, daß eine Vorfahrenart neben ihren abgeänderten Nachkommen ganz unverändert weiter besteht. So bald dies aber nicht der Fall ist, liegt Gabelung der Stammreihe vor und wir müßten zwei ver-

schiedene Gattungen machen. In dieser Schwierigkeit sucht man sich heute vielfach dadurch zu helfen, daß man eine paläontologische Gattung von einer zoologischen resp. botanischen unterscheidet und beiden einen ganz verschiedenen Begriffsinhalt gibt. Einen solchen Versuch muß ich als dem Fortschritt unserer Erkenntnis abträglich ablehnen. Die Weiterentwicklung der biologischen Wissenschaften bedarf vor allem einer innigen Zusammenarbeit der Forschung auf dem Gebiete der rezenten und der fossilen Organismen. Eine solche wird aber unmöglich gemacht, wenn man dieselben Ausdrücke in der Paläontologie in einem von Grund aus verschiedenen Sinn gebraucht als in der Zoologie und Botanik. Es gibt nur ein System der Organismen und unser Bestreben kann nur sein, den Wert der systematischen Kategorien in allen seinen Teilen möglichst gleich, nicht aber mit Absicht verschieden zu machen. Die „paläontologische Gattung“ kann in einem Großteil des Tier- und Pflanzenreiches deshalb nicht angewendet werden, weil wir fossile Formen überhaupt nicht, oder nicht in entsprechender Erhaltung kennen. Dies gilt beispielsweise auch für alle Algen mit Ausnahme der kalkabscheidenden. Deshalb muß die Palaeontologie die „zoologische“ resp. „botanische Gattung“ anwenden.

Überhaupt muß die Definition eines Begriffes so eingerichtet werden, daß diejenigen Dinge, für die er aufgestellt wurde, auch wirklich unter ihn fallen. Das sind in unserem Beispiel aber die Gattungen usw. als Gruppen ähnlicher Organismen. Auf Grund einer verbesserten Definition können nur kleine Änderungen im Anwendungsbereich eines Begriffes zwecks Erzielung größerer Konsequenz vorgeschlagen werden, nicht aber eine vollständige Umwälzung seines Umfanges. Das wäre genau so, wie wenn man die einzelnen Genera nach einer deduktiven Methode auf Grund von Spekulationen definieren wollte, um daraus zu zeigen, daß die Arten, für die sie aufgestellt wurden, gar nicht zu ihnen gezählt werden dürfen. Dazu kommt, daß sich die Phylogenie schon wegen der großen Unsicherheit unseres Wissens auf diesem Gebiete nicht als Grundlage der Nomenklatur, die ja auf dem System beruht, eignet. Die Namengebung sollte stets von Beobachtungen, nicht von Theorien ausgehen. Ob zwei Formen sich morphologisch so nahe stehen, wie dies bei Arten derselben Gattung herkömmlicher Weise verlangt wird, kann man durch genaue Prüfung ziemlich sicher entscheiden, so weit Sicherheit dem menschlichen Wissen überhaupt zukommt. Ob sie aber wirklich derselben Stammreihe angehören, wissen wir ja doch nur in einer verschwindenden Anzahl von Fällen mit einiger Wahrscheinlichkeit.

Auch bei der konkreten Anwendung auf unser Beispiel, die Dasycladaceen, zeigt sich, daß die phylogenetische Theorie des Systems zu unhaltbaren Folgerungen führt. Nach dem, was weiter oben gesagt wurde, müßte man beispielsweise die einander so ungemein ähnlichen Bornetellen in zwei Gattungen zerlegen, die aber beide auch Formen, die wir heute als *Goniolina* bezeichnen und die im Bau der Sporangien ganz verschieden von den Bornetellen sind, umfaßten. Ein anderes Beispiel wäre — falls meine Hypothese richtig ist — *Diplopore* und *Palaeocladus*. *Dipl. hexaster* und *Dipl. helvetica* stimmen in allen Merkmalen überein, nur daß bei der einen die Enden der Wirteläste etwas dicker und außen wahrscheinlich stumpf waren, bei der anderen schlanker und vermutlich zugespitzt. *Palaeocladus* unterscheidet sich von diesen Diploporen durch eine Reihe von Merkmalen, durch die allgemeine Form, durch die Verzweigung der Wirteläste, wahrscheinlich auch durch die Bildung der Sporen in den primären Ästen. Trotzdem müßten wir nun *Dipl. helvetica* und *Palaeocl. mediterraneus* zu einem neuen Genus vereinigen, *Dipl. hexaster* aber in eine andere Gattung stellen. Solche Ungereimtheiten wären vielleicht erträglich, wenn sie der Ausdruck einer vollkommen sicheren Erkenntnis wären. Das wären sie ja aber leider nicht. Daß *Bornetella nitida* und *Born. capitata* oder *Diplopore hexaster* und *Dipl. helvetica* einander sehr ähnlich sind, ist eine Tatsache, an der sich wohl kaum mehr etwas ändern wird. Daß aber *Palaeocladus mediterraneus* von *Dipl. helvetica* und *Bornetella capitata* von *Goniolina geometrica* abstammt, ist eine Hypothese, die, wenn sie auch gegenwärtig wohl begründet ist, doch durch jeden neuen Fund widerlegt werden kann.

Aus diesen Schwierigkeiten gibt es meiner Meinung nach nur einen Ausweg: Wir bezeichnen als polyphyletisch nur solche Gattungen, die konvergent entwickelt sind, d. h. aus mehreren älteren Gattungen durch konvergente Entwicklung hervorgegangen sind. Solche Genera sind aufzulösen. Die Ähnlichkeit der in ihnen zusammengefaßten Arten erstreckt sich auch stets nur auf einzelne Merkmale. Wenn dagegen die Arten einer Gattung entlang mehrerer Stammreihen von mehreren Arten einer einzigen älteren Gattung abstammen, sprechen wir von einem parallel entwickelten Genus und solche Gattungen sind beizubehalten. Dasselbe gilt entsprechend auch für die höheren systematischen Kategorien. Der springende Punkt ist, daß die Vorfahren nicht mehr als einer Kategorie des gleichen Ranges angehören dürfen, als die ist, zu der die Nachkommen vereinigt werden sollen. Für die

phylogenetischen Einheiten aber müßten neue Namen, wie etwa Reihe, Zweig, Ast, eingeführt werden. Der auf der Tafel dargestellte Stammbaum der Dasycladaceen würde beispielsweise zunächst in zwei Hauptäste zerfallen, den *Coclosphaeridium*-Hauptast und einen anderen, dessen eigentliche Ausgangsform noch nicht bekannt ist. Dieser teilt sich in drei Unteräste, die man als den *Vermiporella*-Ast, den *Dasyporella*-Ast und den *Rhabdoporella*-Ast bezeichnen kann. Der zuletzt genannte ist in drei Zweige gegliedert. Man kann sie nach den Gattungen, von denen sie ausgehen, als *Diploporella*-Zweig, *Macroporella*-Zweig und *Oligoporella*-Zweig benennen. Bei *Triploporella* findet eine Teilung in Unterzweige statt usw. Die kleinsten zusammenfassenden Einheiten sind die Reihen, die nur direkt voneinander abstammende Spezies umfassen, wie die Reihe der *Diploporella helvetica* oder der *Goniolina geometrica*. Übrigens ist wohl klar, daß bei diesen phylogenetischen Einheiten eine so strenge Abstufung, wie bei den systematischen, weder notwendig noch möglich ist.

Die Betrachtung des Stammbaumes zeigt, daß die Entwicklungsgeschwindigkeit der einzelnen Zweige eine sehr verschiedene ist und daß sie auch innerhalb desselben Zweiges mit der Zeit stark wechselt. Ein sehr langlebiger Typus ist *Vermiporella*, auch *Triploporella*. Mit geringer Veränderung setzt sich *Oligoporella* von der Trias bis in die Kreide fort (*Munieria*), *Macroporella* wenigstens bis in den Dogger (*Stichoporella*). An anderen Stellen des Stammbaumes ist das Entwicklungstempo unvergleichlich lebhafter. Die wichtigsten Verzweigungsstellen der Stammlinien bilden *Macroporella* und *Triploporella*. Die Zeit, zu der diese Verzweigungen eintraten, läßt sich freilich nicht ganz genau angeben: vielleicht an der Grenze zwischen Perm und Untertrias und dann im Dogger oder noch eher. Nicht ganz identisch mit diesen Verzweigungsstellen, die sich ja jeweils nur auf einen Stamm beziehen, sind die Perioden lebhaftester Umwandlung, durch die die Geschichte der *Siphonaeae verticillatae* in eine Anzahl sehr natürlicher Hauptabschnitte zerfällt. Der erste von ihnen umfaßt das ganze Palaeozoicum. Die Flora der Trias ist dagegen eine ganz eigenartige durch das ausgesprochene Vorherrschen zylindrischer Typen mit unverzweigten, haarförmig endigenden Ästen. Vom Lias an hat sich die Flora wieder geändert. Nun herrschen die Arten mit verzweigten Kurztrieben und mit einer gedrungenen, keulenförmigen Gestalt. Die triadischen Typen treten nur noch als vereinzelte Nachzügler auf. Von der Oberkreide an breiten sich dann die modernen, heute noch lebenden Formen mit

selbständigen Sporangien über die Erde aus. Es ist auffallend, aber vielleicht nur ein Zufall, daß diese letzte Erneuerung der Dasycladaceenflora gleichzeitig mit der der Landpflanzen einsetzt. Auf die beiden älteren Umwandlungsperioden kommen wir weiter unten noch einmal zurück. Sie fallen mit eigentümlichen Erscheinungen in der geographischen Verbreitung der ganzen Familie zusammen.

Das sehr ungleiche Entwicklungstempo der Stämme zu verschiedenen Zeiten ist der hauptsächlichste Grund, warum wir auch unter den fossilen Arten — trotz der theoretisch zu fordernden Übergänge — systematische Gruppen abgrenzen können. Die in der Praxis vorliegenden fossilen Reste stammen fast immer aus Phasen langsamer Entwicklung in einer schon betretenen Bahn, nur sehr selten aus den entscheidenden Umformungsperioden, weil eben diese Umwandlungen sehr rasch und wohl oft auf einen kleinen Teil des Verbreitungsgebietes beschränkt sind. Auch Arten, die bis zu einem gewissen Grad als Übergangstypen gedeutet werden können, gehören oft Nebenreihen an, die rascher als der Hauptstamm ihre Entwicklung verlangsamt haben. Wir sind noch nicht imstande, zu erkennen, ob die große Beschleunigung der Entwicklung zu manchen Zeiten mehr auf der raschen Aufeinanderfolge der Mutation oder auf der Größe der einzelnen Sprünge beruht.

In Kürze muß hier auch noch der geographischen Verbreitung der Dasycladaceen gedacht werden, denn es scheint, daß gerade sie uns auf Verhältnisse schließen läßt, deren Bedeutung für die Phylogenese bisher nicht genügend erkennbar war. Das Entwicklungszentrum der Familie lag im Mesozoicum und Tertiär sicherlich südlich aller europäischen Fundstellen, wie sich für die Trias aus der Anzahl der Gattungen und Arten nördlich und südlich der Zentralalpen gut dartun läßt. Es scheint nun, daß bei der Verteilung der Dasycladaceen über die Erde klimatische Bedingungen auch in der Vorzeit eine ausschlaggebende Rolle gespielt haben. Am deutlichsten läßt sich dies an der Wende zwischen Trias und Lias zeigen. In der ladinischen Stufe reichen die Dasycladaceen bis nach Schlesien und Polen. In der karnischen Stufe kennen wir noch schlecht erhaltene Reste aus den Nordalpen. In der norischen Stufe fehlen sie hier aber ganz, obwohl die Gesteine für ihr Vorkommen wie geschaffen wären. Alle Angaben über Diploporen im Dachsteinkalk der Nordalpen scheinen teils auf falscher Bestimmung der Fossilien, teils auf falscher Horizontierung des Gesteins zu beruhen. Zur selben Zeit sind sie dagegen in den Südalpen, auf der Apenninhalbinsel und Balkanhalbinsel nicht selten. Doch hat auch diese Dasycladaceenflora

einen verarmten Charakter, etwa vergleichbar der der heutigen Adria, in der die Familie gegenwärtig die Nordgrenze ihrer Verbreitung erreicht. In jüngster Zeit erhielt ich obertriadische Dasycladaceen aus den Sunda-Inseln. Die dort vorkommenden Formen würde man in den Alpen für mitteltriadisch halten (wenn auch die Arten nicht dieselben sind). Dies scheint mir recht bezeichnend, denn auch heute treffen wir die primitiveren Gattungen, die im Tertiär in Europa lebten, in den Tropen. Im Rhät kennen wir überhaupt keine verticillierten Siphoneen, trotz der großen Ausdehnung und genauen Durchforschung mariner Seichtwassersedimente dieser Stufe. Im Lias erscheinen sie wieder, aber nur südlich der eigentlich alpinen Region, in Süditalien, Dalmatien und in den Lessinischen Alpen. Im Jura ist unsere Algengruppe dann wieder weit nach N, bis zur heutigen Ostseeküste vorgedrungen. Für mich ergibt sich daraus der Schluß, daß zwischen karnischer Stufe und Dogger eine Abkühlung bis zu einer Temperatur eintrat, die der heutigen gleich, im Rhät möglicherweise sogar ganz wenig niedriger war. Im Muschelkalk einerseits, im Jura anderseits scheint die Nordgrenze eines tropischen Klimas etwa in den Alpen gelegen zu haben. Auch die Untersuchung anderer Organismengruppen führt, wie hier nicht näher ausgesponnen werden kann, zur Annahme einer deutlichen Abkühlung im Unterlias. Ob das Fehlen permischen Dasycladaceen mit der damaligen Eiszeit zusammenhängt, läßt sich bisher wegen der faziellen Verhältnisse dieser Formation nicht entscheiden. Die Entdeckung von Mizzien im *Bellerophon*-Kalk spricht wohl eher dagegen. Auf jeden Fall zeigt sich, daß von den drei großen Umformungsperioden, die wir bei den Dasycladaceen erkannten, zwei mit Abkühlungsperioden und eine mit der Erneuerung der Landflora zeitlich ungefähr zusammenfallen. Wir erinnern uns dabei der Tatsache, daß auch die Ammonitenfauna an der Wende zwischen Trias und Jura eine vollständige Umbildung durchgemacht hat. Für die Grenze zwischen Kreide und Tertiär, die Zeit des Aussterbens der Ammoniten, Belemniten und großen Landreptilien sowie der Ausbreitung der Säugetiere, mehren sich in Nordamerika die Funde von Gletscherspuren. Dies alles erweckt die Vermutung, daß die Klimaschwankungen mit den Umformungen der Tier- und Pflanzenwelt vielleicht in einem viel engeren Zusammenhang stehen, als man bisher glaubte. Es muß sich dabei nicht gerade um eine direkte Wirkung der Kälte handeln. Vielleicht ist auch Vermischung früher geographisch getrennter Faunen und Floren wichtig gewesen.

Man begegnet in Lehrbüchern manchmal der Ansicht, daß die Familie der Dasycladaceen gegenwärtig im Aussterben begriffen sei. Eine zahlenmäßige Untersuchung der einzelnen geologischen Stufen, die sich aus begreiflichen Gründen mehr auf die Gattungen als auf die Arten zu stützen hat, bestätigt diese Vorstellung jedoch nicht. Die Bedeutung der verticillierten Siphoneen als Gesteinsbildner scheint allerdings seit der Trias stark zurückgegangen zu sein. Freilich bekommen wir von diesen Verhältnissen ein etwas schiefes Bild durch die große Rolle, die gerade die alpine Trias in unseren geologischen Untersuchungen spielt. Denn scheinbar haben die Diploporen sonst nirgends auf der Erde so große Gesteinsmassen erzeugt, wie in den Alpen und Dinariden. So weit der Rückgang der Dasycladaceen tatsächlich ist, hängt er wahrscheinlich mit dem Emporkommen der Corallinaceen, einer geologisch jungen Algengruppe, zusammen. Auch an *Halimeda*, die erst im Tertiär auftritt, haben die Diploporen Boden verloren. Sie spielt heute in den Sedimenten der Korallenablagerungen eine ähnliche Rolle wie in der Mitteltrias die Dasycladaceen.

Tafelerklärung.

Es wurde aus jeder hinreichend gut bekannten Gattung eine charakteristische Spezies ausgewählt und von dieser im allgemeinen stets links eine Gesamtansicht des ganzen Thallus (oder eines größeren Abschnittes) und rechts ein einzelner entkalkter Wirtelast gezeichnet. Von dieser Anordnung wurde nur zweimal abgewichen: Bei *Diplopore* ist die aus Rücksicht auf den Zusammenhang mit *Palaeocladius* gewählte Spezies ziemlich atypisch. Es wurde deshalb rechts noch eine Gesamtansicht von *Dipl. annulata* hinzugefügt. Bei *Belzungia-Thyrsoporella* gehört der Wirtelast zu beiden Gattungen. Es läßt sich aus der Literatur nicht entnehmen, ob und welche Unterschiede in der Form der Zweige zwischen ihnen bestehen; jedenfalls sind sie nur geringfügig. Durch Punktierung wurde in den Zeichnungen der Kurztriebe jener Teil hervorgehoben, der sicher oder wahrscheinlich die Fortpflanzungszellen enthielt. Wo die Punktierung fehlt, lagen sie in der Stammzelle. Die Oberflächenbeschaffenheit konnte in den Gesamtansichten nur ganz schematisch durch eine Art konventioneller Zeichen wiedergegeben werden. Eine geschlossene Rindenschicht wurde durch gekreuzte Schraffen angedeutet, gegen außen breit endigende, aber nicht zusammenschließende Wirteläste sind durch mehr oder weniger dicht stehende kleine Ringe wiedergegeben, Haare durch kurze Striche. Die Zeichnung für jedes Genus steht in der Zeile jener Formation, in der es zuerst durch direkte Beobachtung nachgewiesen ist. Es war jedoch nicht durchführbar, jedesmal auch die Spezies darzustellen, die zuerst auftritt. Vielmehr mußten oft jüngere, besser bekannte Arten wiedergegeben werden. Ebenso wenig war es möglich, immer die Arten zu zeichnen, die als eigentliche Träger der Umbildung von einem Genus zum anderen in Betracht kommen, schon deshalb, weil sie oft nicht bekannt sind, aber auch, weil häufig mehrere Spezies derselben Gattung Ausgangspunkte für neue Gattungen

waren. Wenn sich ein Genus in höhere Horizonte fortsetzt, ist überall dort, wo es beobachtet ist, senkrecht über der Rekonstruktion ein kleiner Kreis mit einem Punkt darin eingetragen. Diese Signaturen sind durch einen dicken Strich mit der Zeichnung verbunden. Wenn aus phylogenetischen Gründen zu vermuten ist, daß eine Gattung wahrscheinlich schon vor jenem geologischen Zeitabschnitt, aus dem sie bisher nachgewiesen ist, lebte, ist dies durch einen kleinen Kreis ohne Punkt unter der Rekonstruktion dargestellt. Eine solche nicht durch die Beobachtung erwiesene, sondern nur theoretisch vermutete Fortdauer ist außerdem durch einen unterbrochenen dicken Strich angedeutet. Dieselbe Signatur wurde auch für das zweifelhafte Fortbestehen von *Gyroporella* aus der Mitteltrias in die Obertrias verwendet. Die Zusammenhänge der einzelnen Genera sind durch dünne Striche veranschaulicht. Wo gegen einen angenommenen Zusammenhang positive Zweifelsgründe vorliegen, ist der Strich unterbrochen gezeichnet. Die geologischen Zeitabschnitte, die den einzelnen Zeilen der Tafel entsprechen, konnten natürlich nicht gleichwertig gewählt werden. Insbesondere sind die untersten viel länger als alle folgenden.

Die Arten, auf die sich die Illustrationen der Gattungen vorwiegend beziehen, sind folgende:

<i>Batophora oerstedii</i>	<i>Petrascula bursiformis</i>
<i>Dasycladus clavaeformis</i> ¹⁾	<i>Triploporella fraasi</i>
<i>Chlorocladus australasicus</i>	<i>Goniolina geometrica</i>
<i>Bornetella capitata</i>	<i>Conipora clavaeformis</i>
<i>Halicoryne wrightii</i>	<i>Stichoporella cylindrica</i>
<i>Chalmasia antillana</i>	<i>Palaeocladus mediterraneus</i>
<i>Belzungia borneti</i>	<i>Teutloporella herculea</i>
<i>Thyrsoporella cancellata</i>	<i>Diploporella helvetica</i> und <i>annulata</i>
<i>Zittellina elegans</i>	<i>Gyroporella ampleforata</i>
<i>Digitella dactyloporoides</i>	<i>Macroporella beneckei</i>
<i>Dactylopora cylindracea</i>	<i>Oligoporella pilosa</i>
<i>Karrerella zitteli</i>	<i>Physoporella pauciforata</i>
<i>Lemoineella geometrica</i>	<i>Anthracoporella spectabilis</i>
<i>Memoineella larvarioides</i>	<i>Mizzia velebitana</i>
<i>Jodotella vestlensis</i>	<i>Epimastopora</i> nov. spec.
„ <i>Dactylopora cylindracea</i> “ Carpent. non	<i>Primicorallina trentonensis</i>
Lamarck	<i>Vermiporella fragilis</i>
<i>Acetabularia crenulata</i>	<i>Dasyoporella multipora</i>
<i>Cymopolia barbata</i>	<i>Rhabdoporella bacillum</i>
<i>Neomeris annulata</i>	<i>Coelosphaeridium cyclocrinophilum</i>
<i>Acicularia schenckii</i>	<i>Cyclocrinus porosus</i>
<i>Munierella baconica</i>	<i>Apidium sororis</i>
<i>Actinoporella podolica</i>	<i>Mastopora concava</i> ²⁾ .

¹⁾ In der Erklärung zu Taf. 8 meiner „*Siphonae verticillatae* vom Karbon bis zur Kreide“ steht durch ein Versehen „*Dasycladus mediterraneus*“.

²⁾ Während des Druckes der vorliegenden Zusammenstellung erhielt ich noch folgende Arbeit: R. Raineri: *Alghe ciferne fossili della Libia*. (Atti Soc. Ital., sc. natur. vol. 61 Milano 1922, p. 72.) Sie enthält einige wichtige neue Beobachtungen. Ich komme an anderer Stelle auf sie zurück.

Zur Variabilität von *Arianta* (*Helix*) *arbustorum* Leach.

Von August Hoff.

Inhaltsangabe.

	Seite
A. Einleitung und geschichtlicher Rückblick	99
B. Variationsstudien an <i>Arianta arbustorum</i> Leach	100
1. Material	101
2. Methoden	102
3. Die Schale	103
a) Abhängigkeit vom Untergrund	103
b) Absolutes Schalengewicht	104
c) Relatives Schalengewicht	105
4. Der Liebespfeil	107
5. Der Oberkiefer	108
a) Modellierung	108
b) Größe	110
6. Die Radula	112
a) Zahl der Zähnnchen	112
b) Größe der Zähnnchen	115
c) Gestalt der Zähnnchen	117
7. Die Nervelemente	119
a) Riesenzellen der Cerebralganglien	119
b) Größe und Zahl der Zellelemente der Buccalganglien	122
8. Zell- und Kerngröße der Odontoblasten	124
9. Vergleich der Variabilität der einzelnen Organe	125
10. Zur Artfrage bei <i>Arianta arbustorum</i>	126
C. Zusammenfassung der Ergebnisse	127
Literaturverzeichnis	128

Im Frühjahr 1919 regte mich Herr Prof. Dr. R. Hesse zu den folgenden Untersuchungen an. Eine statistische Erfassung der so stark variierenden *Arianta arbustorum* Leach versprach einen Beitrag zum Umfang und Begriff der Art, zur Größenbeziehung von Organen und ihren Zellelementen, zu deren Konstanz, zu ökologischen Fragen. Für zahlreiche Anregungen, für die Unterstützung bei der Beschaffung des

Materials und für seine ganze rege Teilnahme an meinen Arbeiten bin ich meinem verehrten Lehrer zu großem Dank verpflichtet. Desgleichen danke ich den Herren Prof. Dr. W. Voigt und Privatdozent Dr. P. Krüger und allen denen, die mir Material aus den verschiedenen Gegenden sandten. Herrn Geheimrat Prof. Dr. Steinmann und seinen Assistenten sage ich für die freundliche Hilfe bei der Feststellung des geologischen Untergrundes Dank.

„Die Schale der *Helix arbustorum* ist bei ihrem großen vertikalen und horizontalen Verbreitungsbezirke sehr variabel“; dieser Satz Clessins (5, 38) faßt die ganze Kenntnis der Variabilität von *Arianta arbustorum* in der älteren Literatur kurz zusammen. Nach Größe, Form und Farbe der Schale allein wurden die Varietäten unterschieden, bei Moquin-Tandon (17. II. 125) 12, bei Clessin (5, 44) 20, bei Taylor (20) 23. Dabei wurde auf sonstige Organe, wie Pfeil, Oberkiefer, Radula, keine Rücksicht genommen. Die Angaben der Schalendicke und der Färbung sind wie früher üblich ohne Maße und daher recht subjektiv. Die einzigen Maßangaben beziehen sich auf die Schalengröße. Nur gelegentlich finden sich Zahlen der Radulazähnnchen oder der Querleisten der Oberkiefer. Diese werden bei den betreffenden Organen herangezogen werden. Eine statistische Arbeit liegt vor von di Cesuola über die Variation zweier aufeinander folgender Generationen in derselben Population. Es wurden Messungen an halbgeschliffenen Gehäusen zugrunde gelegt. Der Verfasser kommt dabei zu dem Ergebnis, „that a process of periodic selection is taking place in *Helix arbustorum*. The mean character of the shell is indeed stable, but variations still occur in the early stages of growth, variations which are removed by periodic selection before they can reach the adult stage“. Bowell nahm Messungen vor an den Radulazähnnchen zum Zwecke der systematischen Abgrenzung gegen andere *Helix*-Arten. Die Zahlen gelten jedoch auch nur für einen bestimmten Fundort.

In den folgenden Untersuchungen wurden außer der Schale andere Organe einer Prüfung nach Maß und Zahl unterzogen unter Zugrundelegung eines Materials von 21 verschiedenen Fundstellen. Dabei erwiesen sich weniger Organe oder deren Zellelemente als brauchbar, als ich anfangs gedacht hatte: der Liebespfeil, der Oberkiefer, die Radula, die Nervenlemente, die Odontoblasten. Einstweilen mußten ausscheiden: die Zwitterdrüse, die Zahl der Ganglienzellen der einzelnen Abschnitte der Cerebralganglien usw.

Das Material.

Es stand mir folgendes Material zur Verfügung (geordnet in der Reihenfolge, wie es mir zuring).

1. 50 Exemplare vom Pfullinger Tal von einem einzigen Baume, von Dr. D. Geyer gesammelt. Helle Tiere mit hellgelbem Gehäuse, z. T. ohne Band, klein. Untergrund: anstehender Jurakalk.

2. Etwa 60 Exemplare von der Hohen Acht, ganz oben, von Prof. Voigt gesammelt. Dunkle mittelgroße Stücke von Basaltverwitterungsboden, an *Urtica dioica*.

3. Material von Obercassel bei Bonn, nicht weit von der Zementfabrik am Rhein; recht große dunkle Formen, ein Riesenexemplar, das die Größe der Salzburger *var. major* noch übertrifft; an *Urtica* unter *Robinia pseudacacia*, auf tonigem und kiesigem Untergrund, von Dr. Herfs und mir gesammelt. Diese Fundstelle ist nicht bei Böttger angegeben.

4. Drei Stücke in Alkohol vom Dobrac in den Ostalpen; klein, hellgrau bis gelb, von Dr. Wagner auf Triaskalk gesammelt,

5. Mittelgroße Stücke, von dunkler Farbe, z. T. ohne Band, von mir unter Weidenbüsch an *Urtica* an der Siegmündung bei Bonn auf sandigem und kiesigem Untergrund gesammelt.

6. 30 Stücke vom Mönchsberg bei Salzburg, *var. major*; von anstehendem Triaskalk.

7. Vom oberen Mausbachtal bei Heidelberg, helle Tiere mit hellerer Schale als im unteren Mausbachtal, z. T. ohne Band. Der Mausbach hat nur in seinem Quellgebiet kalkhaltigen Lößlehm, sonst fließt er durch Granitit; auf diesem und den jüngsten Flußanschwemmungen finden sich die beiden etwa 1 km auseinanderliegenden Fundorte, unter Gebüsch.

8. Aus dem unteren Mausbachtal, dunklere Stücke, ebenfalls von mittlerer Größe; alle mit Band. 7 und 8 von Prof. K. Künkel gesammelt.

9. Aus dem Botanischen Garten von Nymphenburg, große hellfarbige Stücke. Untergrund: Isarschottern mit Kalkgeröll.

10. Vom Neckarhauser Wald im Aichtal bei Nürtingen, dunkle mittelgroße Tiere durch Dr. D. Geyer von den Knollenmergeln des oberen Keupers gesammelt an sumpfigen Stellen unter Bäumen und Gebüsch.

11. Vom Rande des Auwaldes nördlich von Lülsdorf a. Rh., recht große Stücke, eine albinotische Form darunter, z. T. ohne Band: von

Ackerrändern auf sandigem und tonigem Boden unter Pappeln an *Urtica* von mir gesammelt.

12. Dunkle mittelgroße Stücke von Plön, von kalkfreiem Boden, durch Prof. Dr. Thienemann.

13. Von Altenesch im Stedingerland, dunkle mittelgroße Tiere, von den oldenburgischen Wesermarschen beim Stedingerdenkmal auf kalkfreiem Boden, von Fr. Borcharding, Vegesack, gesammelt.

14. Dunkle mittelgroße Tiere von den Erftsümpfen zwischen Grevenbroich und Wewelinghofen, auf dunklem moorigem, kalkfreiem Boden an *Urtica* unter Pappeln von mir gesammelt. Diese Fundstelle fehlt bei Böttger.

15. Aus dem Mühlthal im Würmtal unweit von Starnberg, von P. Hesse gesammelt, helle gelbbraune Stücke mit dunklem Band von mittlerer Größe; Untergrund: Isarschottern mit Kalkgeröll.

16. Auf dem Wege von Hohenschwangan nach Schwangau bei Füßen in Oberbayern, helle, kleine Formen mit Band; auf Wiesen und Ackergehegen; Jurakalk; gesammelt von Dr. Burekhardt, Berlin.

17. 30 Stück von E. Schermer gesammelt, aus dem Schellbruch bei Lübeck unter Mischwald (Erlen, Buchen, Eichen) mit dunkler Färbung und von mittlerer Größe, mooriger und kalkfreier Untergrund.

18. Recht große Tiere von heller gewöhnlicher Färbung von Leitmeritz in Böhmen. Untergrund führt Kalkgeröll.

19. Zwei ausgewachsene sehr dunkle Stücke von nicht ganz mittlerer Größe aus der Umgebung von Christiania von kalkfreiem Boden.

20. Zwei Stücke von Davos durch Dr. P. Krüger, Alkoholmaterial, sehr klein, einfarbig gelb. Auf anstehendem Kalk.

21. 25 Stücke von normaler Farbe mit Band vom „Dyrehaven“ nördlich von Kopenhagen durch C. M. Steenberg. Von stark sandiger, lehmhaltiger Moränenablagerung, worin man lose Schollen von Kalk findet; unter Buchen- und Crataeguspartien.

Methoden.

Bei der Gewichtsbestimmung der Tiere mußte berücksichtigt werden, daß die mir zugesandten trocken verpackt einige Tage unterwegs waren. Darum ließ ich auch die von mir in hiesiger Gegend gesammelten Stücke fünf Tage in Trockenheit hungern. Die gewogenen Tiere wurden in siedendem Wasser getötet und dann von der Schale befreit. Radula, Oberkiefer und Liebespfeil wurden durch Mazeration in schwacher Kalilauge erhalten. Die Oberkiefer und Liebespfeile wurden ohne weitere

Behandlung in Kanadabalsam eingebettet, während die Radulae mit Eosin, Boraxkarmin oder am besten mit Pikrokarmin gefärbt in venetianisches Terpentin gebracht wurden. Zur Ausbreitung in eine Ebene schnitt ich sie vorne und hinten ziemlich weit ein und glättete sie mit Hilfe zweier Pinsel.

Zur Messung und Zählung der Ganglienzellen genügte eine Eosin-Hämatoxylinfärbung der Schnitte, nachdem vorher zur Orientierung auch andere Methoden versucht worden waren.

Die Schale.

Bis in die neueste Zeit stehen sich verschiedene Anschauungen über den Einfluß des Bodens, vor allem des Kalkgehaltes auf die Molluskenfauna scharf gegenüber. In Moquin-Tandons großem Molluskenwerk heißt es auf S. 320: „La nature du terrain, et par conséquent la nourriture, paraissent être les principales causes de la disparition de l'élément calcaire. Les Mollusques habitent presque exclusivement des terrains qui contiennent de la chaux.“ Auch Heynemann ist der Ansicht, daß Kalkarmut des Bodens und Armut der Molluskenfauna nebeneinander hergehen. Er führt dafür u. a. an, daß Dr. Fritsch nur wenig Landschnecken auf Santorin auf Bimssteintuffen und trachytischen Massen fand, zahllose aber auf den Marmorfelsen der Insel; daß im Taunus Gehäuse-schnecken die Gemäuer der Dörfer und Ruinen um keinen Schritt verlassen. Ähnliches gibt Rossmässler vom Schlosse Glymes in Ungarn inmitten schneckenarmer Quarzfelsen an. Liebe stellte bei der Ruine Berneck an den östlichen Ausläufern des Fichtelgebirges fest, „daß sich auf der Südseite der Ruine eine gewaltige Menge von *Hel. candidula* angesiedelt hatte, aber — nur soweit als der herabgebröckelte Kalkmörtel den Boden bedeckt“ (12, 128). Rossmässler nimmt eine Aufnahme des Kalkes mit der Nahrung und keine unmittelbare an. An eine solche dagegen glaubt Clessin. „Anderweitig gemachte Beobachtungen haben mir die Gewißheit verschafft, daß unsere Gehäusemollusken ihr Kalkbedürfnis durch Belecken kalkhaltiger Erden und Steine ergänzen müssen, und daß der mit der Nahrung aufgenommene Kalk unter keiner Bedingung hinreichend ist, das zum Hausbau nötige Material zu liefern“ (6, 52). *Clausilia biplicata* und *Cl. plicata* sollen sich sogar gegenseitig benagen, um zu Kalk zu kommen.

Wie dagegen von Martens den Schneckenreichtum der neapolitanischen Kalkhöhlen im Schutz vor Licht und Trockenheit begründet

sieht, so will auch Jordan vor allem die meteorologischen Verhältnisse und physikalischen Bedingungen für die verschiedenen Schnecken-vorkommen und -formen verantwortlich machen. Auch bei den Ruinen seien die dort vorgefundenen günstigen Existenzbedingungen anderer Art der Grund zu dem Vorkommen dieser Schnecken, nur nicht der Kalkgehalt des Mörtels. Selbst für die ausschließlich auf Kalk vorkommenden *Buliminus*- und *Clausilia*-Arten sieht er nur die physikalischen Verhältnisse als Ursache dieser Tatsache an. Auch die dünnere oder dickere Beschaffenheit der Schale führt er ausschließlich auf physikalisch-meteorologische Bedingungen zurück, nicht auf den Kalkreichtum des Bodens. Die Schnecken könnten aus ihrer Nahrung stets soviel Kalk entnehmen, um ihr Gehäuse dickschalig herzustellen, falls Umstände physikalischer Natur dazu veranlassen würden. Noch 1909 schließt sich Geyer dieser Anschauung an.

Taylor (21) hält es Jordan gegenüber für gewiß, „that the deficiency of limestone leads to the production of very thin, fragile and horny shells, which under more favourable conditions are stoutly built and strongly coloured.“ Simroth (19) steht 1918 noch auf Clessins Standpunkt und nimmt eine unmittelbare Aufnahme des Kalkes an. Allerdings sagt er von der Schale auch: „Sie ist umso kräftiger, je mehr Trockenheit die Schnecke zu ertragen vermag.“

Was nun *Arianta arbustorum* betrifft, so finden wir schon bei Moquin-Tandon: „Mais le fait le plus significatif est, sans contredit, celui de l'*Helix arbustorum*, espèce qui résiste à de très grandes altitudes, et qui revêt, à mesure que l'élément calcaire lui fait défaut, une enveloppe de plus en plus mince, transparente et décolorée.“ Auch Heynemann und Clessin war es bekannt, daß diese Tiere auf kalk-armem Boden existenzfähig sind, daß sie dann mit ganz durchsichtiger hornbrauner Farbe angetroffen werden. „Wo die Tiere reichlich leicht Kalk finden und mit der Nahrung aufnehmen, werden die Gehäuse sehr starkschalig und nimmt die Epidermis meist eine hellere Farbe an“ (5, 38). Miss B. Esmark betont 1886 bei den norwegischen Formen von *Arianta*: „The shells are very thin everywhere in the north as also in the south, where the soil is very poor in lime“ (8, 107).

Goldfuß versuchte diesen Verhältnissen quantitativ zu Leibe zu gehen durch Gewichtsvergleichen. Er wählte von verschiedenen Fundorten je 25 gleichmäßig ausgebildete Stücke von *Helix arbustorum* und erhielt:

1. Es wogen diese von der Grauwacke des Falkensteines im
Selketal 5 g
Gehäuse klein, sehr dünnchalig und von dunkler Färbung.
2. Vom Alluvialboden der Elsterniederung bei Schkeuditz in
krautreichem beschatteten Unterholz 7 g
Gehäuse von normaler Größe, dünnchalig, von dunkler
Färbung und schwarzer Bandandeutung.
3. Vom Granit des Steinbachtals bei Thale mit beschattetem
Bachufer 8 g
Gehäuse von normaler Größe, dünnchalig und von heller
Färbung.
4. Vom Porphyr des Amtsgartens zu Giebichenstein bei Halle a. S.
in trockenem beschatteten Gebüsch 10 g
Gehäuse von normaler Größe und Färbung.
5. Von einer nassen Bruchwiese in Gutenberg bei Halle a. S.
mit Erlenbestand ohne Unterholz 16 g
Gehäuse von normaler Größe, hell gefärbt mit stark
markiertem Band.
6. Vom Muschelkalk der Promenade zu Kösen, beschattete
Parkanlagen 32 g
Gehäuse von großer Form und normaler Färbung.

Auf den kalkhaltigen Bodenunterlagen nehmen die Gehäuse dieser Arten eine Derbheit und Dicke an, die in krasssem Gegensatze steht zu den auf kalkärmeren Gebirgsformationen lebenden Individuen, was sich durch nicht unwesentliche Unterschiede im Gewichte der Gehäuse dar-
tut“ (10, 10).

Rechne ich meine Schalengewichte auf die gleichen Bedingungen um, so ergeben sie:

1. Davos, anstehender Kalk 5,6 g
2. Plön, kalkfreier Boden 7,6 g
3. Hohe Acht, Basaltverwitterungsboden 7,8 g
4. Christiania, kalkfreier Boden 8,6 g
5. Altenesch, kalkfreier Boden 8,7 g
6. Neckarhauser Wald, Knollenmergel 9,2 g
7. Lübeck, kalkfreier Sumpfboden 10 g
8. Schwangau, Jurakalk 10,4 g
9. Dobruč, Triaskalk 11,1 g
10. Pfullingen, anstehender Kalk 11,2 g
11. oberes Mausbachtal, Granitit 11,3 g

12.	unteres Mausbachtal, Granitit	11,9 g
13.	Obercassel, Ton, Sand, Kies	12,3 g
14.	Erfttämpfe, kalkfreier, mooriger Boden	13,3 g
15.	Nymphenburg, Isarschotter mit Kalkgeröll	14,8 g
16.	Siegmündung, kalkfreier sandiger Boden	15,1 g
17.	Würmthal, Isarschotter mit Kalkgeröll	16,3 g
18.	Kopenhagen, sandig lehmiger Boden mit Kalkschollen . .	17,3 g
19.	Lülsdorf, sandiger Boden	17,9 g
20.	Leitmeritz, Kalkgeröll	18,4 g
21.	Salzburg, Triaskalk	24,7 g

Man sieht daraus, daß die Zahlen der absoluten Schalengewichte nicht viel beweisen. Die von Goldfuß verwandten Exemplare sind auf verhältnismäßig kleinem Umkreis gesammelt und in Form und Größe nicht so verschieden wie das von mir untersuchte Material. Es ist

Tabelle I.
Relative Schalengewichte (Gewichtsmaß = g).

Nr.	Fundort	Datum	Gesamtgewicht	Schalengewicht	Gewichtsprocente	Kalkgehalt des Bodens
13	Altenesch	6. 8. 19	2,257	0,346	15,35	kalkfrei
7	Plön	8. 7. 19	1,921	0,303	15,75	"
19	Obercassel	21. 5. 18	2,940	0,493	16,74	"
6	Christiania	16. 10. 20	1,910	0,342	17,93	"
9	Neckarh. Wald	27. 4. 19	2,007	0,370	18,43	Sumpfauf Knollenmergel
11	Lübeck	13. 10. 19	2,132	0,399	18,73	kalkfrei
16	unt. Mausbach	17. 6. 19	2,520	0,476	18,95	"
12	ob. Mausbach	17. 6. 19	2,169	0,454	20,92	"
8	Hohe Acht	10. 5. 18	1,940	0,414	21,30	Basaltverwitterungsboden
14	Erft	22. 9. 19	2,420	0,531	21,94	kalkfrei
17	Sieg	30. 4. 19	2,644	0,604	22,85	"
21	Obercassel, Riese	23. 10. 19	4,056	0,970	23,91	"
18	Lülsdorf	30. 6. 19	2,854	0,705	25,05	"
4	Schwangau	3. 10. 19	1,662	0,418	25,13	anstehender Kalk
20	Salzburg	2. 6. 19	3,503	0,987	28,17	" "
15	Leitmeritz	20. 9. 20	2,510	0,737	29,37	Kalkgeröll
5	Nymphenburg	18. 6. 19	1,871	0,591	31,59	"
10	Würmtal	2. 10. 19	2,084	0,654	31,38	"
21	Kopenhagen	25. 5. 21	2,029	0,692	34,09	Kalkschollen
2	Dobrač		1,258	0,443	35,20	anstehender Kalk
3	Pfullingen	8. 10. 17	1,450	0,516	35,60	" "
1	Davos			0,224		" "

einleuchtend, daß diese absoluten Schalengewichte deswegen nicht beweisend sein können, weil sie die überaus starken Größenunterschiede der Tiere unberücksichtigt lassen. Die Längenmaße der Schale schienen mir ungeeignet, um dazu das Schalengewicht ins Verhältnis zu setzen, da die Form der Schale auch sehr variiert. Ich bezog das Schalengewicht auf das Gesamtgewicht des Tieres. Die Tabelle I ist nach zunehmendem prozentualen Gewichtsverhältnis der Schale zum Gesamtgewicht geordnet. Die erste Spalte enthält die einzelnen Fundorte nach der Höhe des Gesamtgewichtes numeriert; diese Nummern werden in allen weiteren Tabellen beibehalten. Die zweite Spalte gibt das Datum, an welchem die Tiere gewogen wurden, die dritte Spalte das durchschnittliche Gesamtgewicht eines Tieres. In der vierten Spalte findet man das Durchschnittsgewicht der Schalen, nachdem sie ein Jahr an der Luft getrocknet waren; in der fünften Spalte das relative Schalengewicht in Prozenten vom Gesamtgewicht. Zum Schluß ist der Kalkgehalt des Bodens angegeben.

Die beiden letzten Spalten zeigen also, daß die auf kalkfreiem oder kalkarmem Boden lebenden Tiere das niedrigste Verhältnissgewicht haben; daß dieses relative Schalengewicht dort immer größer ist, wo den Tieren Kalk als Geröll oder anstehend als Untergrund sich darbott. Dabei bedarf die Fundstelle im Neckarhauser Wald dahin eine Erläuterung, daß der Sumpf- und Waldboden den Tieren den Zugang zum Kalkgehalt des Untergrundes wohl verwehrt. Die Fundstelle am Rande des Auwaldes bei Lülisdorf selbst ist auf Sand- oder Tonuntergrund. Aber 2—300 m weiter nordöstlich fand ich leere Gehäuse auf Löß. Dies Vorkommen und vielleicht auch die Kalkdüngung der angrenzenden Äcker erklären ein so hohes Verhältnissgewicht der Schale.

Ob eine direkte Kalkaufnahme eine Rolle spielt, muß der Fütterungsversuch erst entscheiden. Existenzfähig bleibt *Arianta*, wie man wieder sieht, sehr wohl auch auf sozusagen kalkfreiem Boden.

Der Liebespfeil.

Der Liebespfeil von *Arianta* besitzt eine trichterförmige Krone, einen gekrümmten Schaft und eine flachgedrückte lanzettförmige Spitze. Die Länge des Pfeils wird von Goldfuß mit 4½ mm, von Taylor (21) mit 5 mm angegeben. Als Mittelwert von 67 Messungen erhielt ich 4,746 mm. In Tabelle II stelle ich die durchschnittliche Größe des Pfeils und die Durchschnittsbreite der Krone und der Schneide für

Tabelle II.
Länge und Breite des Liebespfeils.

Nr.	Fundort	Länge	Breite der Schneide	Breite der Krone	Relative Länge
7	Plön	4396,5	421,0	523,0	2,24
2	Dobrač	4439,0	416,0	437,5	3,53
6	Christiania	4442,0	358,5	348,7	2,33
15	Leitmeritz	4515,5	416,0	548,5	1,79
13	Altenesch	4541,0	510,1	522,8	2,01
18	Lülsdorf	4643,0	442,2	461,7	1,63
14	Erft	4655,8	484,6	508,0	1,92
16	unt. Mausbach . . .	4706,8	391,5	675,8	1,87
11	Lübeck	4715,0	438,5	497,3	2,21
17	Sieg	4770,5	437,5	599,5	1,80
4	Schwangau	4775,7	436,8	480,2	2,87
10	Würmtal	4829,0	458,0	561,0	2,32
12	ob. Mausbach	4847,0	515,2	596,8	2,23
9	Neckarhauser Wald .	4873,0	446,5	586,5	2,43
21	Obercassel, Riese . .	4949,0	561,0	561,0	1,22
5	Nymphenburg	4991,5	424,8	510,2	2,67
20	Salzburg	5221,0	561,0	510,0	1,49

jeden Fundort zusammen. Die letzte Spalte gibt die Länge des Pfeiles pro mg Tiergewicht an. Alle Längen sind in μ gegeben. Die Tabelle ist nach zunehmender Länge des Pfeiles geordnet.

Aus Tabelle II und Korrelationsschema I ergibt sich: Die absolute Länge des Pfeiles steht in nur geringem Zusammenhang mit der Größe des Tieres: aber die relative Länge, die Länge pro mg Tiergewicht, nimmt mit zunehmendem Tiergewicht ab.

Der Oberkiefer.

Über den Oberkiefer gibt Moquin-Tandon (16, II, 125) an: „Mâchoire large de 2,66 mm, assez arquée, brune; extrémités obtuses; côtes au nombre de 4, étroites, écartées, parallèles, les deux médianes assez marquées, quelquefois au centre une cinquième peu apparente; dents un peu pointes, inégales. Dans les individus âgés, il y a quelquefois 6 côtes, et 6 dents (Ehrenb., Trosch).“ — Taylor (21, 244) sah 4 deutliche Querleisten und Andeutungen von 3 weiteren. Goldfuß gibt 4—6 an.

Tabelle III.
Zahl der Querleisten des Oberkiefers.

Nr.	Fundort	Zahl der Querleisten											D
2	Dobrač	3+2											5
3	Pfullingen	4+0	5+2	3+0	3+0	3+2	4+2						4,7
4	Schwangau	3+0	4+1	4+0	3+0	3+0	3+0	3+0	4+0	4+1	4+1		3,8
5	Nymphenburg	4+0	3+2	4+0	4+0	5+1	4+0	4+1	4+4				5
7	Plön	3+5	4+4	2+6	4+3	4+0	4+0	4+0	4+0				6,1
8	Hohe Acht	1+2	0+3	1+4	0+3	2+1	0	0+6	1+4				3,5
9	Neckarh. Wald	2+4	6+0	6+0	5+0	5+0	5+0	5+0					5,4
10	Würmtal	4+0	6+0	3+3	3+0	4+0	2+4	2+4	2+1	6+1			5
11	Lübeck	4+0	3+2	2+4	2+1	2+2	2+3	2+5	3+3				5
12	ob. Mausbach	0+4	0+4	2+5	0+2	0+2	2+5	0+4					4,3
13	Altenesch	5+0	4+1	5+0	5+0	5+0	3+3	2+3					5,1
14	Erf	2+0	2+1	2+0	2+1	2+0	2+0						2,3
15	Leitmeritz	2+4	3+0	2+2	2+2	4+0	4+0	4+0	3+0	0+8	4+1		4,5
16	unt. Mausbach	1+6	2+10	4+0	2+5	2+4	4+1						6,8
17	Sieg	3+0	4+0	7+0	3+0	2+1	4+1	3+0					4
18	Lülsdorf	2+10	7+0	2+5	3+0	2+3	0+5	2+5					6,6
19	Obercassel	3+4	3+2	4+0	4+1	5+0	5+1						5,3
20	Salzburg	4+0	6+2	9+2	4+3	3+3	6+0	4+3	4+2				6,9
21	Obercassel, Riese	3+0											3

Zum Vergleich der Größe der Oberkiefer erschien mir wegen der beträchtlichen Schwankung in der horizontalen und vertikalen Krümmung das Maß der Länge und Breite nicht geeignet. Es wurden alle Kiefer auf einen sehr gleichmäßigen Karton gezeichnet (Zeiß, Zeichenapparat nach Abbe, Meester Obj. 1, Leitz Oc. 0, Zeichenblatthöhe 38,5 mm über Objekttisch). Diese Zeichnungen wurden ausgeschnitten und diese Kartonstücke nach Fundorten zusammen gewogen. Die Zeichnungen stellen natürlich die Projektion der Kiefer in eine Ebene dar. Die vertikale Krümmung wird also vernachlässigt. Die Querleisten sind insofern etwas berücksichtigt, als sie als Zähne über den konkaven Rand des Kiefers vorspringen. Das Gewicht der Kartonstücke ist proportional dem Flächeninhalt, dieser proportional der Größe des Kiefers.

Tabelle IV ist, wie Spalte 1 und 3 zeigen, nach zunehmendem Gesamtgewicht der Tiere geordnet. Spalte 4 enthält die Gewichte der Weichkörper; Spalte 5 das Gewicht von 10 Oberkieferzeichnungen; Spalte 6 das relative Gewicht eines Oberkiefers, d. h. das Gewicht

Tabelle IV.
Größe der Oberkiefer.

Nr.	Fundort	Gesamtgewicht	Weichkörper	10 Oberkiefer	Relatives Gewicht des Oberkiefer	Zahl der Leisten
2	Dobrač	1,258	0,815	2,850	0,350	5,0
3	Pfullingen	1,452	0,926	3,752	0,405	4,7
4	Schwangau	1,662	1,241	4,599	0,371	3,8
5	Nymphenburg	1,871	1,276	4,916	0,385	5,0
7	Plön	1,921	1,606	4,414	0,275	6,1
8	Hobe Acht	1,940	1,526	5,035	0,330	3,5
9	Neckarhauser Wald	2,007	1,631	3,734	0,229	5,4
10	Würmtal	2,084	1,399	5,361	0,384	5,0
11	Lübeck	2,132	1,732	5,828	0,337	5,0
12	ob. Mausbach	2,169	1,714	5,510	0,322	4,3
13	Altenesch	2,257	1,909	5,707	0,299	5,1
14	Erfit	2,420	1,885	5,847	0,310	2,3
15	Leitmeritz	2,510	1,766	5,198	0,294	4,5
16	unt. Mausbach	2,520	2,038	4,293	0,211	6,8
17	Sieg	2,644	2,008	5,330	0,266	4,0
18	Lülsdorf	2,854	2,071	5,709	0,276	6,6
19	Obercassel	2,940	2,430	5,885	0,242	5,3
20	Salzburg	3,503	2,457	6,575	0,268	6,9
21	Obercassel, Riese	4,056	3,085	5,360	0,174	3,0

pro mg Gewicht des Weichkörpers. Die letzte Spalte enthält nochmals die Durchschnittszahl der Kieferleisten.

Aus der Tabelle IV ersieht man, daß im allgemeinen mit dem Gewicht des Tieres auch die absolute Größe des Oberkiefers zunimmt. Aus dem Korrelationsschem II ergibt sich, daß die Größe des Oberkiefers pro Gewichtseinheit abnimmt mit der Größenzunahme des Tieres. Die Verschiebungen werden durch die Zahl und Höhe der Querleisten offenbar bedingt.

Während ich mit der Niederschrift dieser Arbeit beschäftigt bin, erscheint gerade Haniels „Variationsstudie an timoresischen *Amphidromus*-Arten“. Haniel sucht die Kiefermasse auf die Schalenmasse zu beziehen und findet keine Korrelation. Auch bei den *Amphidromus*-Arten sind die örtlichen Unterschiede in der Größe und in den Querleisten der Oberkiefer bezeichnend: sie transgredieren aber wie bei meinem *Arianta*-Material.

Korrelationsschema II.

		Tiergewicht																												
		0,8 9 1, 1 2 3 4 5 6 7 8 9 2, 1 2 3 4 5 6 7 8 9 3, 1																												
Relative Größe des Oberkiefers	0,17																								1	1				
	8																													
	9																													
	0,20																													
	1																			1							1			
	2																													
	3																			1								1		
	4																													
	5																													
	6																			1								1		
	7																			1			1	1						3
	8																													
	9																			1								1		
	0,30																			1								1		
	1																			1								1		
	2																			1								1		
	3																			1								1		
	4																			1								1		
	5	1																									1			
	6																													
	7																			1								1		
	8																			1								1		
	9																			1								1		
	0,40																													
	1	1																									1			
		2				1	1	1	1	2	2	1	2	2	1			1							18					

Die Radula.

Die von Taylor (20, 245) untersuchte *Arianta arbustorum* hatte die Radula-Formel $\frac{36-1-36}{144} = 10220$ Zähnchen. „The central tooth

has a base of attachment much longer than broad, with concave lower margin, and has a single large median cusp, with a small undeveloped one at either side. The lateral teeth are of similar type to the central, but are deficient of the inner angle of the base of attachment, the outer laterals have a side cusp, and cutting point, the transition from the laterals is shown by the greater proportional development of the cutting point, which becomes bifid, and lesser development of the

cusps. The marginals have the reflection larger than the base of attachment, the reflection is produced into two lobes, the inner one bearing two cutting points, and the outer a short conical one. The outermost rows are simple spikes.“ Über die Zahl der Radulazähnechen sagt Howell (2, 125): „The actual number of the teeth on any given radula may be a matter of comparatively little importance.“ Demgegenüber macht Simroth darauf aufmerksam, „daß bei den europäischen *Helix*-Gruppen sich ein geographischer Unterschied bemerkbar macht“ (18, 325). Er sucht bei *Vaginula*-Arten die Zahl und Größe der Zähnechen in Korrelation zu zeigen mit der Tiergröße. „Die Zahnlänge entspricht also der Körperlänge. Die Anzahl der Zähne in einer Querreihe wechselte proportional dem Körperquerschnitt. Wenigstens hatte die flachste Art, *V. Hennigi*, 85, die dickste, *V. Hedleyi*, dagegen 115 Zähne in der Reihe. Es scheint also, daß bei gleicher Ernährung hier je ein Zahn auf dieselbe Gewichtseinheit oder Masse des gesamten Körpers fällt.“ Haniel kommt bei den *Amphidromus*-Arten zu dem Ergebnis: „Es hat den Anschein, als wenn die Größe der Zahn-

Tabelle V.
Die Zahl der Radulazähnechen.

Nr.	Fundort	Querreihe	Längsreihe	Gesamtzahl	Relative Zahl
3	Pfullinger	41 —1—41	153,8	12765,4	8,79
4	Schwangau	41,9—1—41,9	153,5	13015,8	7,83
5	Nymphenburg	48,6—1—48,6	159,4	15653,1	8,36
7	Plön	44,4—1—44,4	141,1	12670,78	6,60
8	Hohe Acht	46,3—1—46,3	148,8	13932,8	7,18
9	Neckarhauser Wald . . .	51 —1—51	151,7	15621,0	7,78
10	Würmtal	50,1—1—50,1	158,4	16034,1	7,69
11	Lübeck	48,4—1—48,4	154,0	15061,2	7,06
12	ob. Mausbach	50,7—1—50,7	153,2	15672,4	7,22
13	Altenesch	47,8—1—47,8	136,4	13176,24	5,84
14	Erfurt	49,4—1—49,4	153,8	15426,14	6,38
15	Leitmeritz	55,3—1—55,3	159,2	17766,72	7,08
16	unt. Mausbach	44,9—1—44,9	148,7	13498,33	5,35
17	Sieg	50,2—1—50,2	153,4	15554,8	5,88
18	Lülsdorf	54 —1—54	161,7	17625,3	6,18
19	Obercassel	46 —1—46	150,3	13977,9	4,75
20	Salzburg	58,7—1—58,7	168,6	18259,4	5,21
21	Obercassel, Riese	51 —1—51	162,0	16686,0	4,11

zahl parallel ginge mit der Größe der Schale.“ Er findet örtliche Unterschiede in den Zahnzahlen, die aber transgredieren.

Breite und Länge der Tiere sind sehr schlecht erfaßbare Größen. Es wurde von mir wieder das Tiergewicht zum Vergleich herangezogen. 131 Radulae wurden durchgezählt. Tabelle V, die nach zunehmendem Tiergewicht geordnet ist, enthält für jeden Fundort in Durchschnittszahlen: die Formel für die Querreihen, die Zahl der Zähne in der Längsreihe, die Gesamtzahl der Zähne, die Zahl der Zähne pro mg des Gesamtgewichtes.

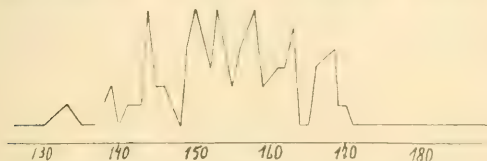
Es war mir nicht möglich, die Zahlen der Zähne der Längs- oder Querreihen in einem Korrelationsverhältnis darzustellen. Die Gesamtzahl der Zähne nimmt im allgemeinen mit dem Körpergewicht zu. Aber die Zahl der Zähne pro Gewichtseinheit nimmt ab mit dem

Korrelationsschema III.

		Zahl der Zähne pro mg											
		4	4,5	5	5,5	6	6,5	7	7,5	8	8,5	9	
Absolutes Tiergewicht	0,8												
	9											1	1
	1,0												
	1												
	2									1			1
	3										1		1
	4								1				1
	5							1					1
	6						1			1			2
	7							2					2
	8							1					1
	9					2							2
	2,0				1	1							2
	1					1							1
	2												
	3												
	4		1										1
	5			1									1
	6												
	7												
	8												
	9												
	3,0												
	1	1											1
	2												
		1	1	1	1	4	1	4	1	2	1	1	18

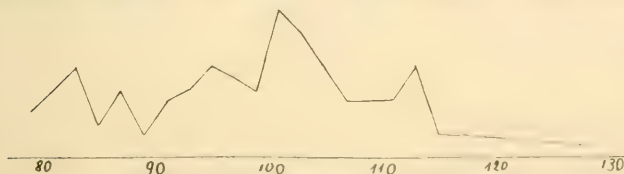
zunehmendem Tiergewicht. Das ist durch das Korrelationsschema III deutlich gemacht.

Wird die graphische Darstellung auf Aufzählungsreihen der Zähnnchen von Längs- und Querreihen angewandt, so ergeben sich naturgemäß mehrgipfelige Kurven, denn es handelt sich um phänotypisch und genotypisch verschiedene Populationen. Analysiert man solche Kurven, so



Kurve I. Zahl der Zähnnchen in der Längsreihe.

erhält man eingipfelige Kurven der einzelnen Populationen oder deren zwei oder drei, von denen weniger Stücke gezählt werden konnten. Es heißt das nichts anderes, als daß jede Population an den einzelnen Fundorten um einen Mittelwert schwingt. Diese Mittelwerte sind verschieden. Das war schon aus dem Zahlenmaterial ersichtlich. An den einzelnen Fundstellen ist die Zahl in den Querreihen vor allem ziemlich



Kurve II. Zahl der Zähnnchen in der Querreihe.

konstant. Die Mittelwerte für die einzelnen Populationen sind in der Tabelle V enthalten.

Zu Zwecken der Systematik hat *Bowell* Größenmessungen an den Radulazähnnchen vorgenommen. Er gibt die Länge der Basalplatte des Rhachiszahnes auf 44μ an, ihre größte Breite mit 20μ . Die anderen Angaben kann ich hier nicht vergleichen. Meinen Längenangaben liegen Messungen von 375 Zähnnchen zu grunde; es wurden drei oder vier zusammen gemessen und davon der Durchschnitt genommen. Zur Ausführung der Messungen wurde die Mitte der Radula gewählt. Die Durchschnittszahlen sind in Tabelle VI gegeben. Alle Maßangaben sind in μ .

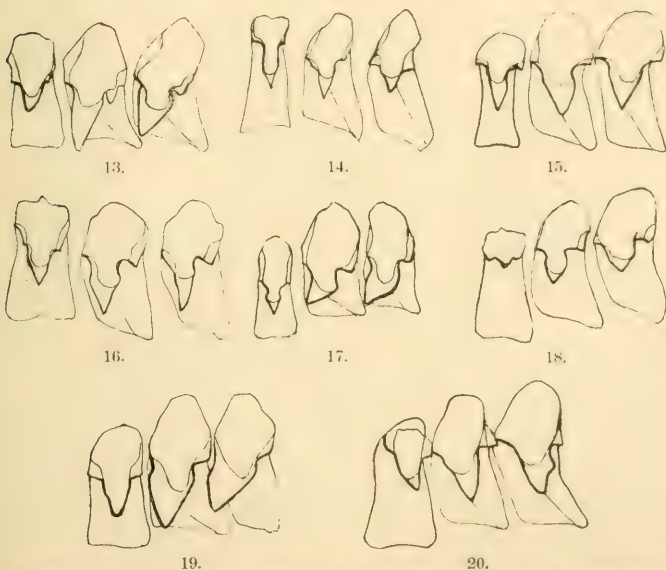
Tabelle VI ist nach zunehmendem Gesamtgewicht geordnet, wie die Nummern zeigen. Es ist ersichtlich, daß die Länge und Breite der Zähnechen im großen und ganzen mit dem Körpergewicht zunehmen.



Fig. 1—20. Typische Formen der Radulazähnechen der verschiedenen Fundorte. 1. Davos; 8. Neckarhauser Wald; 9. Würmtal; 10. Lübeck; 11. oberes Mausbachtal; 12. Altenesch; 19. Salzburg; 20. Obercassel, Riese. (Zeichnungen mit Zeiß-Zeichenapparat nach

Diese positive Korrelation weicht oft stark von der idealen Regelmäßigkeit ab. Das wird im Korrelationsschema IV für die Breite des Rhachiszahnes deutlich. Für die Länge des Zahnes läßt sich ein ähnliches Schema mit fast gleichen Abweichungen zeichnen.

In den Fig. 1—20 ist je ein Rhachiszahn und die ersten zwei Lateralzähne aus der 27. bis 33. Querreihe wiedergegeben. Ich habe möglichst typische Vertreter für jeden Fundort herausgesucht. Den Figuren bei *Bowell* S. 387 entsprechen die *Radulae* von *Leitmeritz* am ehesten. Die Schweifung der Basalplatte war bei den von mir untersuchten Formen nie so groß wie bei der von *Bowell* abgebildeten *Radula*, die natürlich auch nur einer Lokalform entspricht. Wie aus meinen Figuren ersichtlich ist, variiert nicht nur die Form und Größe der Basalplatte, sondern auch die Form und Größe des Mittelzapfens



2. Dobráč; 3. Pfullingen; 4. Schwangau; 5. Nymphenburg; 6. Plön; 7. Hohe Acht; 13. Ertz; 14. Leitmeritz; 15. unteres Mausbachtal; 16. Sieg; 17. Lülsdorf; 18. Obercassel; Abbe, Zeiß oc. 6, Winkel obj. 7, Zeichenblatt 38,5 mm über Objekttischhöhe.)

(*Mesoconus*), der rückgebildeten Seitenzapfen (*Ectoconus*, *Entoconus*), der Ansatzstelle des Zahnes auf der Basalplatte. Auch die Stärke und Form des Schmelzüberzuges ist örtlich verschieden. Alle diese Unterschiede aber transgredieren sehr. Die Variabilität der Zahnformen bei

Tabelle VI. Länge und Breite des Rhachiszahnes.

Nr.	Fundort	Länge	Breite
1	Davos	31,25	22,50
2	Dobrač	32,53	18,50
3	Pfullingen	37,50	28,56
4	Schwangau	41,77	28,25
5	Nymphenburg	42,81	26,25
7	Plön	41,90	29,57
8	Hohe Acht	42,08	29,00
9	Neckarhauser Wald	39,86	25,17
10	Würmtal	40,93	29,17
11	Lübeck	44,40	33,70
12	ob. Mausbach	41,11	28,83
13	Altenesch	41,95	30,17
14	Erfurt	42,22	28,17
15	Leitmeritz	40,02	26,86
16	unt. Mausbach	39,17	26,50
17	Sieg	40,37	26,44
18	Lülsdorf	40,12	27,71
19	Obercassel	40,00	29,17
20	Salzburg	46,11	31,00
21	Obercassel, Riese	44,17	30,00

Korrelationsschema IV.

		Tiergewicht																									
		0,8	9	1,	1	2	3	4	5	6	7	8	9	2,	1	2	3	4	5	6	7	8	9	3,	1		
Breite der Zähne	18	1																								1	
	19																										
	20																										
	21																										
	22																										
	23																										
	24																										
	25																									1	
	26																									1	
	27																									1	
	28																									2	
	29																									1	
	30																									1	
	31																									1	
	32																									1	
	33																									1	
	34																									1	
		1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	3					1	1					1			19	

meinem *Arianta*-Material erscheint mir in keiner Weise geringer als die der *Amphidromus*-Arten bei Haniel.

Eine durch Verwachsungen ausgezeichnete Radula von einem Tier aus Lübeck bilde ich noch ab. Die Verwachsungen finden sich auf beiden Seiten, jedoch nicht symmetrisch, und ziehen sich in den einzelnen Längsreihen von vorne bis hinten über die ganze Radula hin. Durch die Verwachsung sind die Zähnchen auch in der Längsrichtung ausgedehnt, so daß der Eindruck entsteht, als wären auch hintereinander liegende Zähnchen verwachsen. Das ist aber nicht der Fall, wie sich durch

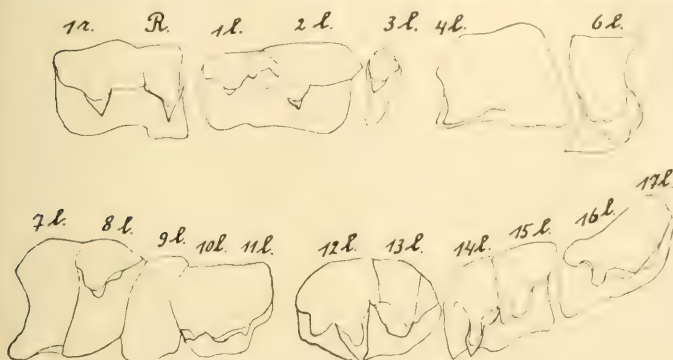


Fig. 21. Verwachsungserscheinungen an den Zähnchen einer Radula.

Auszählen und Vergleich mit normalen Reihen ergab. Zwischen diesen großen verschmolzenen Zähnchen befinden sich dann solche, die infolge Platzmangels nun ganz klein und spitz geworden sind.

Die Nervelemente.

Zur Frage, ob mit der äußeren Variabilität eine innere Hand in Hand geht, ob die Größe der Organe durch Zellvermehrung oder Zellvergrößerung erreicht wird, bietet das Nervensystem ein dankbares Studienobjekt, doppelt interessant zum Vergleich mit den Arbeiten über das Nervensystem anderer Tiergruppen. Ich versuchte es zuerst mit einem Abschnitt der Cerebralganglien, dem Meta- und Mesocerebrum, aber beide erwiesen sich als nicht so scharf unterschieden, daß die Zugehörigkeit jeder Zelle auf jedem Schnitt klar gewesen wäre. So wurden dann zuletzt zu Messungen nur die Riesenzellen benutzt, die leicht und sicher

aufzufinden sind. Ihr Vorhandensein gibt Nabias für *Helix aspersa*, *H. pomatia* und *H. pisana* an. „Il est curieux de noter que les mêmes cellules fixes et symétriques se rencontrent avec la même forme et dans la même situation chez *Arion*, *Zonites* et *Limax*“ (18, 183). „Les cellules nerveuses offrent une disposition symétrique et une fixité remarquable. Si l'on examine une cellule typique dans le ganglion cérébroïde gauche, on trouve une cellule identique, de même forme, de même volume et occupant exactement la même place dans le ganglion cérébroïde droit“ (18, 182). Die Beschreibung der Lage der beiden Riesenzellen bei *Helix pomatia* bei Kunze (15) stimmt nach meinen Beobachtungen auch für *Arianta arbustorum*. Die obere Riesenzelle (Fig. 5 u. 7 o. R.) liegt an der dorsalen Peripherie des Metacerebrums weit vorn, dort wo dieses mit dem Protocerebrum zusammenstößt. Vor und neben ihr verlaufen, wie Fig. 7 zeigt, Faserbündel des Nervus peritenticularis internus (n psi), der etwas tiefer aus der medianen Seite des vorderen Gehirnabschnittes hervortritt. „Mehr noch als die obere Riesenzelle fällt die untere ins Auge (Fig. 6 u. R.). Sie liegt am vorderen ventralen Rande des Pedallobus in der Gegend der Austrittsstelle des inneren Lippenerven, wie aus Fig. 6 hervorgeht. Stets übertrifft sie die obere Riesenzelle an Größe“. Die so scharf fixierten Stellen wurden also dem Vergleich zugrunde gelegt. Meine Messungen nahm ich nur am Kern vor, da dieser scharf umrissen erscheint, auch keine Fortsätze die Ergebnisse oder Messungen trüben, wie es beim Messen der ganzen Zelle leicht eintritt. Die Ergebnisse stelle ich in Tabelle VII zusammen.

Zunächst macht sich ein Unterschied zwischen linker und rechter Seite deutlich bemerkbar und zwar so, daß auf allen gemessenen Serien die rechten Zellen kleiner sind als die linken. Leider hatte ich kein linksgewundenes Tier in meinem Material, während di Cesuola unter 600 Stück 2 linksgewundene fand. Es müßte auf diesen Größenunterschied der Riesenzellen auch bei anderen *Helix*-Arten geachtet werden, und abnorme linksgewundene Formen müßten auf die Umkehr des Größenverhältnisses hin geprüft werden. — Nur bei einer Serie beim Fundort Schwangau ist die untere Riesenzelle kleiner als die obere. Da die Tabelle nach zunehmendem Tiergewicht geordnet ist, so ersieht man, daß die Tiergröße wohl mitbestimmend ist für die Größe der Nervelemente, daß aber die Abweichungen von dieser Größenbeziehung sehr stark sind.

Als günstiger für meine Untersuchungen erwiesen sich die Buccalganglien. Sie wurden unter dem Binocular vom Schlundkopf abgetrennt und die rechte Seite dadurch kenntlich gemacht, daß ein langes Stück

Tabelle VII.

Größe der Kerne der Riesenzellen in den Cerebralganglien.

Nr.	Fundort	r. o. Rsz.	l. o. Rsz.	r. u. Rsz.	l. u. Rsz.
1	Davos	32,5	40,0	60,0	92,5
2	Dobrač	45,0	52,5	55,0	60,0
2	"	37,5	55,0	60,0	75,0
3	Pfullingen		40,0		75,0
3	"	32,5	40,0	67,5	85,0
3	"	47,5	55,0	60,0	82,5
4	Schwangau	45,0	57,5	37,5	42,5
4	"	50,0	82,5	70,0	107,5
6	Christiania	40,0	45,0	85,0	92,5
8	Hohe Acht	40,0	42,5	90,0	95,0
10	Würmtal	40,0	55,0		90,0
13	Altenesch	52,5	57,5	57,5	77,5
15	Leitmeritz	47,5	50,5	80,0	87,5
17	Sieg	57,0	62,5	82,5	90,0
17	"	35,0	37,5	45,0	47,5
19	Obercassel	50,0	60,0	102,5	127,5
19	"	50,0	87,5	100,0	130,0

Cerebrobuccaleonnectiv mit abgeschnitten wurde. Die Nerven verfolgte ich nicht. Nach Kunze gehen aus jedem Ganglion acht Nerven hervor. „Vier Nerven auf jeder Seite dienen zur Innervierung der Pharynxmuskulatur, zwei Nerven innervieren den Darm, und zwei ziehen nach der Speicheldrüse. — Besonders fallen durch ihre Größe zwei Zellen auf, die an der äußersten Ecke der Hinterwand an den Austrittszellen des vorderen und mittleren Schlundkopfnerven gelegen sind und in den folgenden Ausführungen wegen ihres regelmäßigen Auftretens hinter den beiden Schlundkopfnerven als Riesenzellen derselben bezeichnet worden sind. (Fig. 28—30 R₁ und R₂)“. Diese Bezeichnung behalte ich auch für *Arianta* bei.

H. Kunze hat die Konstanz der Riesenzellen in den verschiedenen Ganglien gezeigt, und „so liegt der Schluß nahe, daß das gleiche auch von anderen Zellelementen der Ganglien, bei denen wir dies nicht festzustellen vermögen, gelten mag, wenn auch nicht so weitgehend, wie dies bei einem einfach gebauten Nervensystem, z. B. von *Ascaris*, der Fall ist“ (15). Ich unternahm es nun, die Zahl der Zellen dieser Buccalganglien zu bestimmen. Dazu wurde folgender Weg beschritten. Auf

Schnitten von 15 bzw. 10 μ wurde jeder Kern gemessen, soweit er 7,5 μ erreichte. Die kleinen Zellen, deren Kern ziemlich regelmäßig um 5 μ schwingt, wurden nur gezählt. Wieder wurden die Kerne anstatt der Zellkörper gewählt, weil sie am besten umrissen und weil keine Fortsätze zu berücksichtigen sind. Um nun festzustellen, wieviel Kerne den gezählten und gemessenen Querschnitten in Wirklichkeit entsprechen, verfolgte ich die großen Zellen auf den einzelnen Schnitten; für die unter 40 μ gelegenen Zellen wandte ich die Wahrscheinlichkeitsrechnung an. Aus den zu diesen gehörenden Kernmessungen errechnete ich den Durchschnitt. Dann nahm ich an, Kerne von dieser Durchschnittsgröße seien ganz regelmäßig über die Schnitte verteilt, und zwar unterscheide sich die Lage eines Kernes von der des vorhergehenden um $\frac{1}{10} \mu$. Auf Millimeterpapier stellte ich mir diese Verteilung im Durchschnitt dar und zählte darauf ab, wie viele Zellen zwei- oder dreimal getroffen sind. Dies war die Grundlage der von mir angewandten Wahrscheinlichkeitsrechnung. Tabelle VIII enthält in den ersten Spalten die errechnete Zellenzahl, in der 3. und 4. die Durchschnittsgröße der Zellkerne der Buccalganglien, in den letzten 4 Spalten die Kerngröße der Riesenzellen.

Tabelle VIII
Zahl und Größe der Nervelemente der Buccalganglien.

Nr.	Fundort	Zahl d. Zellen		Größe d. Zellkerne		Größe der Riesenzellen			
		r. Bcg.	l. Bcg.	r. Bcg.	l. Bcg.	r. R ₁	r. R ₂	l. R ₁	l. R ₂
1	Davos	1410		9,29		75,0	75,0		
2	Dobrač	4347	5798	6,88	7,47	57,5	52,0	52,5	50,0
2	"	881	824	8,48	8,37	55,0	50,0	62,5	55,0
3	Pfullingen		1084		8,71			60,0	52,5
3	"	1090		8,45		67,5	52,0		
6	Christiania	1413	1377	8,92	9,23	75,0	75,0	62,5	57,5
8	Hohe Acht	1102	1050	10,82	11,90	80,0	67,5	82,5	77,5
10	Würmtal	1375	1194	9,22	10,37	75,0	70,0	90,0	77,5
11	Lübeck	1048	1001	8,95	9,15	57,5	52,5	52,5	52,5
14	Erfurt	855	741	10,18	8,77	47,5	47,5	75,0	60,0
15	Leitmeritz	1166	1237	10,88	10,61	100,0	82,5	120,0	117,5
19	Obercassel	1204	1243	11,04	11,28	87,5	82,5	87,5	87,5
19	"	1290	1001	11,62	12,54	97,5	67,5	92,5	77,5
<i>H. nemoralis</i>									
	Bonn	1286	1394	9,34	9,48	62,5	57,5	75,0	50,0

Sicherlich sind die Fehlerquellen bei der Errechnung der Zahl der Zellen sehr bedeutend: das Zählen und Messen in vielen optischen Ebenen, die verschiedene Schnittorientierung, die Wahrscheinlichkeitsrechnung. Bei dem Exemplar von der Erft muß ich bemerken, daß es nicht ganz ausgewachsen war; ein ausgewachsenes Stück stand mir von dort nicht mehr zur Verfügung. Die Dobrac-Formen waren Alkoholmaterial, die Schalen habe ich nicht gesehen. Nach den anderen Organen aber handelt es sich wirklich um *Arianta arbustorum* und auch wohl um ausgewachsene Tiere. Auffallend war, daß bei dem Tier von dieser Fundstätte, das die hohe Zellenzahl ergab, das gesamte Nervensystem verändert erschien. Nach dem Augenschein enthalten auch die Cerebralganglien vermehrte und verkleinerte Zellen.

Wenn man die großen Fehlerquellen berücksichtigt, so erscheinen die erhaltenen Zellzahlen der Buccalganglien mit Ausnahme der Dobrac-Form nicht sehr stark verschieden bei ausgewachsenen Exemplaren. Zum Vergleich habe ich auch ein Exemplar von *Helix nemoralis* geschnitten, die etwa gleiche Größe wie mein Durchschnittsmaterial hat. Dabei bekam ich eine ähnliche Zellzahl wie bei dem Durchschnitt von *Arianta*. — Von einer Konstanz der Zellelemente in dem Buccalganglion bei *Arianta* kann demnach nicht die Rede sein. Und doch möchte man eine solche Konstanz aus den schon oben mitgeteilten Erwägungen bei Kunze und aus anderen Gründen vermuten. Denn die Zahl der zu innervierenden Organe, Muskeln usw. bleibt konstant, nur ihr Querschnitt ändert sich. Auch wurde die Konstanz der Nervenelemente bei anderen Tiergruppen aufgefunden. Einen Überblick über diese Arbeiten gibt H. Kunze; es sei darum darauf verwiesen. Erwähnen möchte ich aber, daß nicht nur bei niederen Tieren solche Konstanz vorliegt. In einer bisher noch nicht veröffentlichten Arbeit über „Die sekundären Geschlechtsunterschiede von *Gasterosteus aculeatus*“ fand im hiesigen Institut E. Titschack¹⁾ im Zentralnervensystem des Stichlings „für die Zellen wie die Achsenzyylinder der Faserzüge eine gewisse Zahlenkonstanz“. Es galt diese für große und kleine Exemplare.

Die Tabelle VIII ist nach zunehmendem Körpergewicht geordnet. Man sieht daraus, daß bei zunehmendem Körpergewicht die Durchschnittsgröße der Ganglienzellen zunimmt. Tabelle VII und VIII zeigen also für das Nervensystem von *Arianta*, daß Körpergröße und Zellgröße in Korrelation stehen. „Die Botaniker Amelung und Strasburger, die

¹⁾ Inzwischen erschienen; Zool. Jahrb. (Physiol.) 39, 1921; vergl. S. 117 ff.

Zoologen Rabl, Driesch, Conklin, Morgan und Levy haben die Meinung ausgesprochen, daß die Größe eines Organismus oder eines Organs durch die Zellenzahl und nicht durch die Zellgröße beeinflusst wird: die Zellgröße ist innerhalb einer gegebenen Tierspezies konstant“ (1). Gegen diese Meinung führt auch Berezovski Beweise an aus seinen Untersuchungen an weißen Mäusen.

Zell- und Kerngröße der Odontoblasten.

Neben den Nervenelementen erschienen die Odontoblasten der Radulatasche als bestimmt gekennzeichneteter Zellbezirk zum Vergleich zwischen Tier- und Zellgröße sehr geeignet. Diese Epithelzellen sind in fünf Reihen angeordnet in dem hinteren Teil der Radulatasche zu finden, nicht ganz am Ende, sondern etwas ventral nach vorne verschoben. Durch ihre Gestalt und Größe heben sie sich aus den übrigen Epithelzellen heraus. Die hinterste Reihe weist die größte Höhe auf, nach vorne nimmt diese ab. So stellt sich das Bild auf medianen Längsschnitten dar. Es wurde die Durchschnittsgröße der Zellkerne aus den Schnittserien ermittelt und die maximale Höhe des Zelleibes. Da man auf vollständigen Schnittserien wegen der Krümmung des Objektes kaum lauter gleich orientierte Durchschnitte durch alle Zellen bekommt, wurde auf eine Durchschnittshöhe der Zellen verzichtet. Die Zahl der Zellen ließ sich ebensowenig feststellen, obwohl gerade sie sehr interessiert. Denn es hätte sich dann errechnen lassen, wieviel Zellen an der Bildung eines Zahnes beteiligt sind.

Tabelle IX.

Durchschnittliche Kerngröße und maximale Höhe der Odontoblasten.

Nr.	Fundort	Durchschnittsgröße der Kerne μ	Maximalgröße des Zellkörpers μ
2	Dobrač	10,47	75
3	Pfullingen	11,06	62,5
4	Schwangau	10,73	65
8	Hohe Acht	10,87	67,5
14	Erft	11,25	67,5
19	Obercassel	12,03	90

Da die Tabelle nach zunehmendem Tiergewicht geordnet ist, so ersieht man, daß die Maximalgröße der Zellen wie der Durchschnitt der Kerngröße dem Gewicht des Tieres undeutlich parallel geht.

Vergleich der Variabilität der untersuchten Organe.

Um die einzelnen Organe in ihrer Variabilität vergleichen zu können, wurden nach den Angaben von Johannsen die Variationskoeffizienten berechnet. Tabelle IX enthält den Mittelwert M , die Standardabweichung oder Streuung σ und den Variationskoeffizienten V .

Tabelle X.
Die Variationskoeffizienten.

	M	σ	V
Gesamtgewicht	2,318	$\pm 0,948$	40,9
Gewicht des Weichkörpers	1,760	$\pm 0,600$	34,1
Gewicht der Schale	0,524	$\pm 0,191$	36,5
Oberkiefer			
Größe	492,51	$\pm 122,758$	24,9
Zahl der Leisten	4,912	$\pm 1,819$	37,0
Nervenelemente			
Zellgröße d. r. Bcg.	9,561	$\pm 1,304$	13,6
„ d. l. Bcg.	9,836	$\pm 1,566$	15,9
R_1 d. r. Bcg.	71,250	$\pm 16,977$	23,8
R_1 d. l. Bcg.	76,136	$\pm 18,506$	24,3
R_2 d. r. Bcg.	64,583	$\pm 12,409$	19,1
R_2 d. l. Bcg.	69,545	$\pm 19,593$	28,2
ob. Rsc. d. r. Cg.	43,906	$\pm 7,179$	16,4
ob. Rsc. d. l. Cg.	54,118	$\pm 13,638$	25,2
unt. Rsc. d. r. Cg.	70,167	$\pm 14,62$	20,8
unt. Rsc. d. l. Cg.	85,735	$\pm 22,618$	26,3
Liebespfeil			
Länge	4,746	$\pm 0,337$	7,1
Breite der Krone	520,240	$\pm 82,743$	15,9
Breite der Schneide	469,901	$\pm 58,410$	12,4
Radula			
Zahnzahl der Querreihe	98,847	$\pm 10,487$	10,6
„ „ Längsreihe	153,936	$\pm 11,226$	7,3
Länge der Zähne	41,550	$\pm 1,689$	4,1
Breite „ „	27,982	$\pm 2,775$	9,9

Tier- und Schalengewichte variieren also am stärksten, dann folgt die Größe und vor allem die Modellierung des Oberkiefers. Auffallend ist die starke Variabilität der Nervenelemente. Dagegen variieren Organe wie der Liebespfeil und die Radula und ihre Teile in weit geringerem Maße. Die Zahl der Ganglienzellen der Buccalganglien wurde

nicht in diesen Vergleich einbezogen, weil dort ungleich größere Fehlerquellen vorliegen, auch die Zahl der Zählungen gering ist.

Zur Artfrage.

Das von mir untersuchte Material gehört einer Art an, darüber kann kein Zweifel sein, denn es gibt in allen Merkmalen Übergänge und keine scharfen Abgrenzungen. „Arten unterscheiden sich also von Varietäten nur dadurch, daß sie scharf sich voneinander abgrenzen lassen“ (Döderlein 18, 402). Wir haben es mit einer polychromen Form zu tun, da die Grundfarbe und die Zeichnung innerhalb bestimmter Grenzen bei allen Individuen variieren kann. Die Anlagen sind wohl die gleichen, aber die Entwicklung des Pigmentes ist, wie schon Jordan darzulegen suchte, von den meteorologischen Verhältnissen, vor allem der Beleuchtung, vielleicht auch von der Nahrung abhängig. Wir haben also bei diesen Farbenvarietäten adaptive Formen vor uns. Die nach der Farbe unterschiedenen Varietäten fallen durchaus nicht immer mit den Lokalformen zusammen; daß gebänderte und ungebänderte Formen nebeneinander vorkommen, wurde bei der Besprechung des Materials bei den verschiedenen Fundorten erwähnt. Neben der Grundfarbe und der Bänderung waren es Größe und Form der Schale, die zur Aufstellung der Varietäten dienten. Auch dieses Merkmal begrenzte zum Teil Lokalformen, zum Teil kamen die Varietäten durcheinander vor. Das Riesenexemplar von Obercassel, das von mir eingehend untersucht wurde, könnte man nach den Ausmaßen der Schale zur var. *major* Pfr. rechnen, die bei Salzburg vorkommt.

Die lokalen Formen unterscheiden sich voneinander durch die Summe der transgredierenden Unterschiede der einzelnen Merkmale. Wir haben gezeigt, daß die Glieder der verschiedenen Populationen im Gewicht der Tiere, der Schale, in der Größe ihrer Organe, des Pfeils, des Oberkiefers, der Nerven Elemente, in der Zahl der Oberkieferleisten und Radulazähnen um Mittelwerte schwingen, die für jeden Ort verschieden sind. Zum Teil konnten wir diese Eigenschaften in Korrelation zueinander zeigen. Bei den relativen Schalengewichten aber fanden wir die Unterschiede im Kalkgehalt des Bodens, also in äußeren Existenzbedingungen, begründet. In diesem Falle haben wir es mit adaptiven Formen zu tun.

Arianta arbustorum lebt auf kleinen Arealen mit günstigen Existenzbedingungen, und dort findet man sie gewöhnlich in großen Mengen. Eine Vermischung der einzelnen Populationen und damit der lokalen

Formen dürfte selten vorkommen. Die Wanderung über weite Strecken hin wird wohl nur passiver Natur sein. Schon auf kleinen Strecken durch ungünstige Bedingungen findet die Schnecke unüberwindliche Hindernisse. „Die Höhe der Vagilität bei verschiedenen Tiergruppen muß demnach in umgekehrtem Verhältnis stehen zur Zahl der auf dem gleichen Gebiet wohnenden geographischen Formen“ (Döderlein). *Arianta arbustorum* bildet darum mit ihren verstreuten unzusammenhängenden Populationen weit eher Lokalformen aus als z. B. *Helix nemoralis* oder *hortensis*, deren Verbreitungsgebiet zusammenhängender ist. Man beachte, wie sich die wenige km auseinanderliegenden Fundorte im Mausbachtal in der Pigmentierung des Tieres und der Schale und in allen anderen Eigenschaften gut unterscheiden, obwohl hier der Mausbach als Transportmittel dienen könnte. Dasselbe gilt von den Fundorten von Obercassel, der Siegmündung und bei Lülisdorf, die 6 und 10 km auseinander am Rheine liegen.

Haniel hat bei seiner Variationsstudie an timoresischen *Amphidromus*-Arten aus seinen Messungen auf mindestens vier differente Arten schließen zu können geglaubt. „Läge eine genetische Kette vor, so dürften wir erwarten, daß die Reihenfolge in der Abänderung der verschiedenen Merkmale mehr oder minder gleichsinnig verlaufen würde, was nicht der Fall ist.“ Er bezieht sich hier auf die Mittelwerte der Messungen der Kiefer, am Flagellum und der Zahnzahl. Dem muß ich widersprechen. Wir haben gesehen, daß die Korrelation in der Variation verschiedener Organe positiv und negativ sein kann, daß nicht alle Merkmale miteinander korrespondieren, und daß man nicht immer leicht die korrespondierenden auffindet. Das letztere zeigte mir noch mancher vergebliche Versuch. Die Schalenmaße, auf die Haniel bezieht, sind sicherlich nicht sehr geeignet. Auch die Formvariationen der Zähne sind bei *Arianta* kaum geringer als bei jenem Material. Wie weit die Abweichungen im Geschlechtsapparat bei *Arianta* Analogien haben, das kann ich nicht sagen, da daran keine Messungen vorgenommen wurden.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die relativen Schalengewichte, nicht die absoluten Gewichte, sind auf kalkfreiem oder kalkarmem Boden geringer als auf solchem, wo anstehender Kalk oder Kalkgeröll vorhanden ist.

2. Die absolute Größe des Liebespfeiles nimmt mit der Gewichtszunahme des Tieres im allgemeinen zu: die relative Größe, die Größe

pro Gewichtseinheit des Tieres, nimmt mit zunehmendem Tiergewicht ab.

3. Die verschiedenen Fundorte zeigen Unterschiede in der Zahl und Ausbildung der Oberkieferleisten. Diese Unterschiede korrespondieren nicht mit der Körpergröße.

4. Die absolute Größe der Oberkiefer geht im allgemeinen der Tiergröße parallel; die Größe pro Gewichtseinheit des Tieres nimmt mit zunehmendem Tiergewicht ab.

5. Die Zahl der Radulazähne zeigt ebenfalls örtliche transgredierende Unterschiede. Sie nimmt absolut im allgemeinen mit der Größenzunahme des Tieres zu. Die Zahl der Zähne pro Gewichtseinheit nimmt ab mit der Gewichtszunahme des Tieres.

6. Die Länge der Radulazähne und ihre Breite nehmen mit zunehmendem Körpergewicht ebenfalls zu. Die Form der Radulazähne bietet nach den Fundorten recht beträchtliche transgredierende Unterschiede.

7. Die Größe der Kerne der Riesenzellen der Cerebralganglien gehen der Tiergröße nur undeutlich parallel. Auffallend ist, daß die rechten kleiner sich erwiesen als die linken.

8. Die Durchschnittsgröße der Nervenlemente der Buccalganglien nimmt mit zunehmendem Körpergewicht zu. Ihre Zahl ergab sich zwischen 11—1300, während von dieser Zahl die Dobrac-Formen bedeutend abweichen; die Zahl kann demnach nicht als konstant angesehen werden.

9. Maximale Zellgröße und Durchschnittsgröße der Kerne der Odontoblasten der Radulatasche gehen dem Gewicht des Tieres undeutlich parallel.

10. Tier- und Schalentgewicht variieren am stärksten, und auch die Größe und Modellierung der Oberkiefer haben sehr hohe Variationskoeffizienten; auffallend stark ist die Variabilität der Nervenlemente; die geringste Variabilität zeigen die Radula und Liebespfeile und ihre Teile.

Literaturverzeichnis.

1. Berezowski, A., Studien über die Zellgröße I. Arch. f. Zellf. 5. Bd. 1910.
2. Böttger, C. R., Molluskenfauna der Rheinprovinz. Arch. f. Naturgesch. 78. Jahrg. 1912. Abt. A. Heft 8.
3. Howell, E. W., On the radulae of the British Helicids. Proc. mal. soc. London VIII. 1908.

4. di Cesuola, A. P., A first study in natural selection in „*Hel. arb.*“ Biometrica Vol. V. 1907.
5. Clessin, S., *Helix arbustorum* und ihre Varietäten. Corresp.-Bl. Regensburg, Jahrg. 36. 1882.
6. — Über den Einfluß kalkarmen Bodens auf die Gehäuseschnecken. Corresp.-Bl. Regensburg. Jahrg. 26. 1872.
7. Döderlein, L., Über die Beziehungen nahe verwandter „Tierformen“ zueinander. Z. f. Morph. u. Anthrop. Bd. IV. 1902.
8. Esmark, Miss B., Molluska in Norway. Journ. of Conch. Vol. V. Nr. 4. 1886.
9. Geyer, D., Die Weichtiere Deutschlands. 1909. Stuttgart.
10. Goldfuß, O., Die Binnenmollusken Mitteldeutschlands. Leipzig. 1900.
11. Haniel, C. B., Variationsstudie an timoresischen Amphidromusarten. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. 1921. Bd. XXV.
12. Heynemann, D. F., Einige Bemerkungen über die Veränderlichkeit der Mollusken-schalen und Verwandtes. Ber. d. Senckenb. naturf. Ges. 1870.
13. Johannsen, W., Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena. 1909.
14. Jordan, H., Die Binnenmollusken der nördlich gemäßigten Länder von Europa und Asien und der arktischen Länder. Nova Acta d. Ksl. Leop. Car. D. Ak. d. Naturf. Bd. XLV. Halle. 1883.
15. Kunze, H., Über das ständige Auftreten bestimmter Zellelemente im Centralnervensystem von *Helix pomatia* L. Zool. Anz. Bd. XLIX. 1917.
16. — Zur Topographie und Histologie des Centralnervensystems von *Helix pomatia* L. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 118. H. I. 1919.
17. Moquin-Tandon, Mollusques de France. Paris. 1855.
18. Nabias, B. de, Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des Gastéropodes. Actes Soc. Linn. Bordeaux. T. XLVII. 1894.
19. Simroth, H., Mollusca. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 3.
20. — Weichtiere. Brehms Tierleben. Bd. 1. 1918.
21. Taylor, J. W., Life History of British Helices. *Hel. arb.* Journ. Conch. Vol. 3.
22. — On the Variations of British Land and Freshwater Mollusca. Ibid. Vol. V.
23. Woodward, B. B., On some in Variations in *Helix arbustorum* L. The Zool. Vol. IX.

Kleinere Mitteilungen.

Die Grundformel der regelmäßigen Idiophorie.

Von Ed. v. Stackelberg.

Die Deutung der Erbformeln als algebraische Produkte der Erbfaktoren¹⁾ gestattet die Aufstellung einer Grundformel $F_1 = f(P)$, die sämtliche Erbformeln der Nachzucht und die relative Häufigkeit ihres Auftretens in Verbindung bringt mit den Formeln und Häufigkeitskoeffizienten der gegebenen Erzeuger.

Voraussetzung für die Richtigkeit der Grundformel ist die gleichmäßige Gametenbildung für jeden Parens und jede Erbeinheit und ihr ungestörtes Zusammentreffen mit den Gameten der anderen Seite zur Bildung des neuen Geschlechts.

Um den unmittelbaren Anschluß an die algebraische Entwicklung der Grundformel zu wahren, werden wir die Erbformeln neben ihrer gewöhnlichen Gestalt etwa $AA Bb cc$ auch schreiben: $A^2 \cdot Bb \cdot c^2$. Gemeinsame Zahlenfaktoren können, da es sich bei den Koeffizienten um die relative Häufigkeit handelt, auf jeder Seite der Gleichung fortgelassen werden, so daß $k \cdot F_1 = F_2$ ist.

Sind uns nun die männlichen Parens durch ihr Typenverhältnis $p:q:r:\dots:t$ wie folgt gegeben:

$$\begin{aligned} & p \cdot (AA \cdot BB \dots NN) + p_1 (AA \cdot BB \dots nn) + \dots \\ & + q \cdot (Aa \cdot BB \dots NN) + q_1 (Aa \cdot BB \dots Nn) + s \cdot (Aa Bb \dots Nn) \\ & + r \cdot (aa \cdot BB \dots NN) + r_1 (aa \cdot BB \dots nn) + \dots + t \cdot (aa \cdot bb \cdot nn) \end{aligned}$$

so haben wir daraus die Zahl der vorhandenen Erbfaktoren jeder Art oder das Gametenverhältnis festzustellen

$$\begin{aligned} \text{für A ist diese Zahl } m &= 2p + 2p_1 + \dots + q + q_1 + \dots + s \\ \text{für a } \quad \quad \quad \quad n &= 2r + 2r_1 + 2t + q + q_1 + \dots + s \\ \text{für B } \quad \quad \quad \quad m_1 &= 2p + 2p_1 + \dots + 2q + 2q_1 + \dots + s \\ \text{für b } \quad \quad \quad \quad n_1 &= \quad \quad \quad \quad \quad \quad \quad \quad 2t + \dots + s \end{aligned}$$

¹⁾ Zeitschr. f. ind. Vererb.-Lehre X, S. 150.

Ebenso sei uns für die weiblichen Parens sowohl das Typenverhältnis

$$p' : q' : r' : \dots s' : t'$$

als auch das Gametenverhältnis gegeben $m' = 2 p' + 2 p' + \dots$ usw.

Die Erbformel und das Typenverhältnis der Nachzucht ergibt sich dann aus der Grundformel der Idiophorie:

$$\text{I.} \quad F_1 = (m A + na) (m_1 B + n_1 b) (m_2 C + \dots) \\ \times (m' A + n' a) (m'_1 B + n'_1 b) \dots$$

Hieraus folgen zunächst die allereinfachsten Fälle.

1. Paarung zweier Homozygoten vom gleichen Biotypus:

$$\text{Reinzucht: } P = p \cdot A^2 B^2 \dots N^2 \# p' A^2 B^2 \dots N^2$$

$$\text{also } m = m_1 = m_2 \dots = 2 p \text{ und } m' = m'_2 = m'_3 \dots = 2 p'$$

alle anderen Koeffizienten = 0, mithin

$$\text{Ia.} \quad F_1 = 2 p \cdot A \cdot 2 p B \dots 2 p N \times 2 p' A \cdot 2 p B \dots 2 p' N \\ = (2 p \cdot 2 p')^n \cdot A^2 B^2 \dots N^2 \text{ also } F^1 = P \text{ (konstante Vererbung).}$$

2. Kreuzung zweier Erbstämme (Biotypen):

$$P = p A^2 B^2 \dots N^2 \# t a^2 b^2 \dots n^2$$

$$\text{also } m = m_1 = m_2 = 2 p \quad n' = n'_1 = n'_2 = \dots 2 t'$$

$$\text{Ib.} \quad F_1 = 2 p A \cdot 2 p B \dots 2 p N \times 2 t' a \cdot 2 t' b \dots 2 t' n \\ = (2 p \cdot 2 t')^n \cdot Aa Ba \dots Nn \text{ (Bastardbildung).}$$

3. Rückkreuzung gleichartiger Heterozygoten mit der Stammform:

$$P = p \cdot A^2 B^2 \dots N^2 \# s Aa Bb \dots Nn$$

$$\text{also } m = m_1 = m_2 = 2 p \quad m' = m'_1 = m'_2 = s \\ n' = n'_1 = n'_2 = s$$

$$F_1 = 2 p A \cdot 2 p B \dots 2 p N \times s (A + a) \cdot s (B + b) \dots s (N + n) \\ = 2^n p^n \cdot s^n \cdot A (A + a) B (B + b) \dots N (N + n)$$

Ic. $F_1 = A^2 B^2 \dots N^2 +$ eine homozyg. Form

$$+ Aa B^2 \dots N^2 + A^2 Bb \dots N^2 \quad \frac{n}{1} \text{ einfache heterozyg. Formen}$$

$$+ Aa Bb \dots N^2 + \dots \frac{n \cdot (n-1)}{1 \cdot 2} \text{ diheterozyg. Formen usf. bis}$$

$$+ Aa Bb \dots Nn \quad \frac{n'_1}{n'_1} = \text{eine völlig heterozyg. Form}$$

Alle Typen sind also gleich stark vertreten.

4. Aufspaltung nach einer Bastardkreuzung:

$$P = t Aa Bb \dots Nn \# t' Aa Bb \dots Nn$$

$$m = m_1 = m_2 = \dots t \quad m' = m'_1 = t$$

$$n = n_1 = n_2 = \dots t \quad n' = n'_1 = t'$$

$$F_1 = t^n (A + a) (B + b) \dots \times t'^2 (A + a) (B + b) \dots \\ = (t \cdot t')^n \cdot (A + a)^2 (B + b)^2 \dots (N + n)^2$$

Id. $F_1 = A^2 B^2 \dots N^2 + \dots$ 2ⁿ homozyg. Formen

$$+ 2 (Aa B^2 \dots N^2 + \dots) 2^{n-1} \frac{n}{1} \text{ monohybride Formen}$$

$$+ 4 (Aa Bb \dots N^2 + \dots) 2^{n-2} \frac{n \cdot n - 1}{1 \cdot 2} \text{ dihybride Formen}$$

$$2^n (Aa Bb \dots Nn) 2^0 \frac{n!}{n!} = 1 \text{ völlig hybride Form}$$

Bei diesen einfachsten Fällen heben sich die Koeffizienten der Ausgangsformen aus der F_1 -Formel heraus. Dieses ist aber nicht allgemein der Fall.

Sind uns gegeben: p Männchen AA BB

s „ Aa Bb

und p' Weibchen AA BB

so bilden wir auf der einen Seite die Zahl der

$$A\text{-Faktoren } m = 2p + s \text{ der } a\text{-Faktoren } n = s$$

$$\text{der } B\text{-Faktoren } m_1 = 2p + s \text{ der } b\text{-Faktoren } n_1 = s$$

und auf der anderen Seite $m' = 2p'$ $m'_1 = 2p'$ und haben nach der Grundformel I:

$$F_1 = [(2p + s) A + s \cdot a] \cdot [(2p + s) B + s \cdot b] \times 2p' A \cdot 2p' B$$

also unter Fortlassung des Zahlenfaktors 4 p'^2

$$F_1 = (2p + s)^2 A^2 B^2 + (2p + s) \cdot s \cdot A^2 Bb \\ + (2p + s) \cdot s Aa B^2 + s^2 Aa Bb$$

Hierbei ist also für das Ergebnis an entstehenden Einzelwesen jeder Form nur die Zahl der anfänglich vorhandenen Weibchen p' belanglos gewesen.

Für $s = 0$ geht die abgeleitete Formel über in:

$$F'_1 = A^2 B^2 \text{ (Reinzucht)}$$

und für $p = 0$ in:

$$F''_1 = A^2 B^2 + A^2 Bb + Aa B^2 + Aa Bb \text{ (einfache Rückkreuzung).}$$

Das folgende noch einfachere Beispiel zeigt uns, in welcher Art die Verteilung der Männchen und Weibchen zur Geltung kommt.

Ist $P = AA \# Aa + aa$ gegeben,

also ein Männchen AA gegenüber 2 verschiedenen Weibchen, so folgt:

$$F_1 = 2 A \times (A + 3 a) = 2 (AA + 3 Aa)$$

Hätten wir aber gehabt ein Männchen Aa mit 2 Weibchen:

$$P' = Aa \# AA + aa$$

$$\text{so wäre } F'_1 = (A + a) \times (2 A + 2 a) = 2 (A + a)^2 \\ = 2 (AA + 2 Aa + aa)$$

In ersterem Fall hat AA doppelte Wirkung (auf zwei Weibchen) im zweiten Fall Aa.

Die allg. Formel gibt uns Aufschluß, wann wir von einer gesonderten Feststellung der Koeffizienten für die beiden Geschlechter absehen können.

Es ist dies der Fall, wenn die Annahme zulässig ist, daß sich die Geschlechter gleichmäßig auf die Erbformeln verteilen, so daß die Koeffizienten links und rechts in der Gleichung einander proportional werden

$$m : m_1 : \dots : n : n_1 \dots = m' : m'_1 : \dots : n' : n'_1$$

$$\text{dann ist } \frac{m + m'}{m} = \frac{m_1 + m'_1}{m_1} \text{ usw.} = k$$

und wir können durch eine einfache Umformung und Einführung von $x = m + m'$ $y = n + n'$ usw. zur zweiten Hauptformel gelangen:

$$\text{II. } F_2 = (x A + y a)^2 (x_1 B + y_1 b)^2 (x_2 C + y_2 c)^2 \dots$$

in der nun die Koeffizienten die Gesamtzahl der Erbfaktoren (der männlichen und weiblichen Parens) darstellen.

Wir haben diese Filialgeneration mit F_2 bezeichnet, da gewöhnlich von der Voraussetzung ausgegangen wird, die P-Generation sei willkürlich zusammengesetzt, die F_1 -Generation sei dann aus dieser entstanden. Bei genügend großen Zahlen wird dann für F_1 die Voraussetzung, die wir hier eingeführt haben – gleichmäßige Verteilung auf die Geschlechter – ebenfalls zutreffen und die daraus abgeleitete Filialgeneration F_2 entspricht dann dem Nachwuchs der ersten Kreuzung.

Der Unterschied ist grundsätzlich der, daß eine so definierte F_1 -Generation Typen aufweist, die in diesem Zahlenverhältnis nicht dauernd nebeneinander bestehen werden, während jede F_2 -Generation schon in einem Typenverhältnis auftritt, das sich bei weiterer Vermischung nicht zu verändern braucht, solange keine Auslese bestimmter Typen vorkommt.

Dieser Unterschied ist aus unserem letzten Beispiel zu ersehen:

Wir hatten $P = AA \# Aa + aa$

und $F_1 = 2 (AA + 3 Aa)$

Sind hierin gleichviel Männchen wie Weibchen, so können wir entweder nach der Grundformel I ansetzen:

neue P-Generation $AA + 3 Aa \# AA + 3 Aa$

neue F_1 -Generation $(5 A + 3 a) \times (5 A + 3 a)$

Oder direkt nach II: $F_2 = (5 A + 3 a)^2$ weil $x_1 = 5$ $y_1 = 3$

also $F_2 = 25 AA + 30 Aa + 9 aa$

Nunmehr ist die Verteilung der Gameten auf die möglichen Typen konstant. Denn wenn wir weiter nach II ableiten, so finden wir:

$$x_2 = 2 \cdot 25 + 30 = 80 \quad y_2 = 30 + 2 \cdot 9 = 48$$

$$\frac{x_2}{y_2} = \frac{80}{48} = \frac{5}{3}$$

Also $F_3 = (5 A + 3 a)^2 = F_2$

Um das zu beweisen, wollen wir feststellen, welche Bedingung erfüllt sein muß, damit zwischen

$P = d \cdot AA + h \cdot Aa + r \cdot aa$ (Typenverhältnis $d:h:r$)

und $F_1 = D \cdot AA + H \cdot Aa + R \cdot aa$

die Beziehung gilt $d:h:r = D:H:R$.

Wir finden letzteres Typenverhältnis nach II aus dem Gametenverhältnis der P-Generation $x = 2d + h$ $y = 2r + h$

$$\text{mithin } F_1 = [(2d + h)x + (2r + h)y]^2$$

$$D:H:R = (2d + h)^2 : 2 \cdot (2d + h)(2r + h) : (2r + h)^2$$

$$\text{dann ist } \frac{h}{d} = 2 \cdot \frac{2r + h}{2d + h} \quad \frac{h}{r} = 2 \cdot \frac{2d + h}{2r + h} \quad \text{also } \frac{h}{d} \times \frac{h}{r} = 4 \quad \text{mithin } h^2 = 4d \cdot r.$$

Das Typenverhältnis bleibt also bei weiteren Generationen erhalten, wenn die Zahl der Heterozygoten h gleich dem doppelten geometrischen Mittel der Homozygotenzahlen ist: $h = 2\sqrt{d \cdot r}$.

Diese Bedingung ist aber immer bei einer F_2 -Generation erfüllt, da ihr Bestand aus $(xA + y a)^2$ abgeleitet ist, der Koeffizient $2xy$ von Aa ist danach notwendig $= 2\sqrt{d \cdot r}$

$$\text{da } d = x^2 \text{ und } r = y^2 \text{ ist.}$$

Hieraus ergibt sich auch, wie wir aus willkürlich gegebenen Typenverhältnissen in P uns ein Bild von dem Gleichgewichtszustand machen können, dem die Population durch Panmixie zustrebt. Setzen wir dabei voraus, daß die Gesamtzahl der Einzelwesen unverändert $= 100$ bleibt.

$$\text{Also } P = d + h + r = 100$$

$$F_2 = D + H + R = 100$$

$$D:H:R = (2d + h)^2 : 2(2d + h)(2r + h) : (2r + h)^2$$

$$\text{daraus: } D = \frac{\left(d + \frac{h}{2}\right)^2}{100} \quad H = \frac{\left(d + \frac{h}{2}\right)\left(r + \frac{h}{2}\right)}{100} \quad R = \frac{\left(r + \frac{h}{2}\right)^2}{100}$$

Diese Ableitung gibt die Grundlage für folgende geometrische Konstruktion:

$$\text{Gegeben } A D = d$$

$$D H R = h$$

$$R B = r$$

$$d + h + r = A B = 100$$

Konstruiert: Halbkreis über $A B$

$$A M = A H = d + \frac{h}{2}$$

$$B N = B H = r + \frac{h}{2}$$

$$M D' \text{ u. } N R' \perp A B$$

$$A_0 B_0 \parallel A B \quad (\text{s. Textfigur S. 135})$$

$$\frac{A_0 D_0}{A M} = \frac{A M}{A_0 B_0}$$

$$\frac{B_0 R_0}{B N} = \frac{B N}{A_0 B_0}$$

$$A_0 D' = D$$

$$D_0' R_0 = H$$

$$\frac{R_0 B_0}{A_0 B_0} = \frac{R}{100}$$

$$A_0 D_0 = \frac{\left(d + \frac{h}{2}\right)^2}{1000} = D$$

$$B_0 R_0 = \frac{\left(r + \frac{h}{2}\right)^2}{1000} = R$$

Die gegebene Verteilung auf Homozygoten und Hybride, die auf dem Durchmesser $A B$ aufgetragen ist, muß sich also verschieben, bis sie der Verteilung auf dem Durchmesser $A_0 B_0$ gleichkommt.

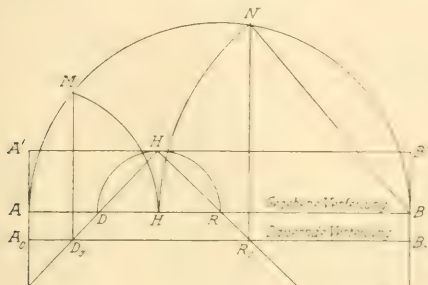
Zum selben Verhältnis $A_0 D_0 : D_0 R_0 : R_0 B_0$

$$D : H : R$$

hätte aber auch die Ausgangsverteilung

$$A' H' = d' \quad h' = 0 \quad H' B' = r' \quad d' + r' = 100$$

geführt. Und auch ein Ausgangsbestand von $d'' = 0 \quad h'' > A_0 R_0 \quad r'' < B_0 R_0$, wie es auf der untersten Parallele angedeutet ist, hätte ebenfalls sich zur



selben Population $D : H : R$ umgruppiert, die sich immer einstellen muß, wenn das Gametenverhältnis $A H = d + \frac{h}{2} = x$

$$\text{und } H B = r + \frac{h}{2} = y \text{ entspricht.}$$

Ist uns das Typenverhältnis $d : h : r$ in Zahlen gegeben, so kann in einfachen Fällen auf Grund der Gametenbeziehung $x : y = (d + \frac{h}{2}) : (r + \frac{h}{2})$ sofort das Ergebnis übersehen werden, das nach völliger Vermischung des Anfangsbestandes sich in der F_2 -Generation einstellen muß. Ob uns etwa 50 schwarze und 50 weiße Homozygoten gegeben sind, oder bloß 100 graue Heterozygoten, oder alle drei Typen im Verhältnis von 10 : 80 : 10 oder somit diese drei irgendwie „symmetrisch“ verteilt: — in allen diesen Fällen ist wegen $x : y = 1 : 1$ der Gleichgewichtszustand in einer Population von 100 Stück mit 25 : 50 : 25 erreicht.

Da es für diesen Endbestand nur auf die relativen Zahlen der Erbfaktoren ankommt, so kann für jede Population, wenn wir deren biotypische Zusammensetzung ausreichend kennen würden, eine Charakterformel oder Symbol von dieser Art aufgestellt werden: $A_x a_y B_{x_1} b_{y_1} C_{x_2} c_{y_2} \dots$ III.

Wie unterscheiden sich beispielsweise zwei Herden, deren „Bio-Symbole“ lauten würden:

$$H_1 = A_{100} a_{10} \text{ und } H_2 = A_{99} a_1 ?$$

Im ersteren Fall haben wir nach Formel II (und Division durch 100)

$$F_2 = (100 A + 10 a)^2 = 100 AA + 20 Aa + aa$$

und im zweiten Fall $F_2 = 98 AA + 2 Aa \left(+ \frac{1}{100} aa \right)$

Ist A dominant über a, so werden die beiden Heerden von nahezu 100 Haupt äußerlich nur dadurch zu unterscheiden sein, daß die eine meist ein Stück an rezessiven Mitläufern unter sich ständig aufweist und die andere erst auf 10000 Geburten ein solches aufweist.

Zum Schluß noch ein Beispiel für die Handhabung einer biotypischen Populationsformel:

Gesetzt, wir hatten 1000 g einer reinen Saat, von der einjährigen Pflanze AA BB CC und dazu Beimengungen von

$$3 \text{ g } AA \text{ } bb \text{ } cc$$

$$2 \text{ g } AA \text{ } BB \text{ } cc$$

$$\text{und } 1 \text{ g } aa \text{ } BB \text{ } CC$$

wobei die Erbfaktoren A B C dominant wären.

$$\begin{array}{l} \text{Unsere Formel ist dann auf-} \\ \text{zustellen aus:} \end{array} \left\{ \begin{array}{l} 1000 + 5 \text{ mal } 2 A \text{ und } 1 \times 2 a \\ 1000 + 3 \text{ mal } 2 B \quad \quad 3 \times 2 b \\ 1000 + 1 \text{ mal } 2 C \quad \quad 5 \times 2 c \end{array} \right.$$

$$P = A_{1005} a_1 B_{1003} b_3 C_{1001} c_5$$

Daraus nach andauernder Panmixie:

$$F_2 = (1005 A + a)^2 (1003 B + 3 b)^2 (1001 C + 5 c)^2$$

Hierfür können wir annähernd setzen, da $(1000 + 1)^2$ nahe $= 1000^2 + 2 \times 1000$ ist. Nach Division mit 1000^3 und Vernachlässigung der höheren Glieder:

$$\begin{aligned} F_2 &= 1018 AA \text{ } BB \text{ } CC + 10 A^2 B^2 Cc + 6 A^2 Bb C^2 + 2 \cdot Aa B^2 C^2 \\ &+ \frac{1}{1000} (25 A^2 B^2 c^2 + 9 A^2 b^2 C^2 + a^2 B^2 C^2) + \dots \end{aligned}$$

Waren also in der Ausgangssaat auf 1000 g an fremden Beimischungen 6 g, also gegen $6\frac{0}{100}$ oder $\frac{1}{2}\frac{0}{10}$, so sind nach der Vermischung fast $18\frac{0}{100}$ oder etwa $2\frac{0}{10}$ an Heterozygoten vorhanden, die aber in der Regel gar nicht von der echten Saat getrennt werden können, da die Pflanzen äußerlich nicht zu unterscheiden sind. Es werden aber — falls 1000 Pflanzen jährlich aufgezogen werden, bei gleichbleibender Saat in 1000 Jahren 25 mal Pflanzen auftauchen, die das rezessive Merkmal c^2 aufweisen, — 9 mal wird sich in dieser Zeit b^2 verraten und nur 1 mal in 1000 Jahren wird das eine g der letzten Beimischung merkbar werden.

Es wird also nur bei Selbstbefruchtern möglich sein, diese seltenen Varietäten in Reinzucht wiederzugewinnen.

Hätten wir die Beimischung 10 mal stärker genommen, so wären in der weiteren Folge stets 170 hybride Saaten auf 1000, also rund 15% vorhanden gewesen, die gleichen rezessiven Merkmale wären aber schon im Lauf von 10 Jahren in der Zahl von 25, 9 und 1 aufgetreten.

Hält man an folgenden Definitionen fest:

P Erzeugergeneration willkürlicher Zusammensetzung

F₁ Kreuzungsgeneration aus P hervorgegangen mit gleichförmiger Verteilung der Geschlechter

F₂ Vermischungsgeneration von dauernder Zusammensetzung (gleichbleibendem Typenverhältnis),

so gelten die Sätze:

1. Sofern auf die Erbformeln einer Generation männliche und weibliche Erzeuger in gleichem Verhältnis entfallen und keine Erbformel in der Vermehrung oder Ausmerzung bevorzugt ist, bleibt das Verhältnis der Gameten $x : y : x_1 : \dots$ in allen folgenden Generationen unverändert, so daß die Population durch eine Formel $A_x a_y B_{x_1} b_{x_2}$ völlig charakterisiert ist.
2. Sofern eine Generation aus unbeschränkter Vermischung entstanden ist, bleibt auch das Zahlenverhältnis der homozygotischen und hybriden Typen in der Folge der Geschlechter unverändert.
3. Gametenverhältnis und Typenverhältnis stehn in solchen Populationen konstanter Zusammensetzung in den durch die folgende Formel gegebenen Beziehung

$$\begin{aligned}
 & (x A + y a)^2 (x_1 B + y_1 b)^2 (x_2 C + y_2 c)^2 \dots \\
 & = D' \cdot A^2 B^2 C^2 \dots + D_1 \cdot a^2 B^2 C^2 \dots + \dots \\
 & + H \cdot Aa B^2 C^2 + H_1 A^2 Bb C^2 \dots + \dots \\
 & + H' Aa Bb C^2 + H'_1 Aa Bb C^2 \dots + \dots \\
 & + \dots \dots \dots + \dots \\
 & + R \cdot Aa Bb Cc \dots
 \end{aligned}$$

Referate.

Plate, L. Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. 1. Teil. Jena.
G. Fischer. 1922. VI + 629 S. 557 Abb.

Das vorliegende Werk, das auf 4 Bände angelegt ist und dessen 1. Band jetzt erschien, verdient auch von seiten der Leser dieser Zeitschrift eingehende Beachtung. Der Lamarckismus ist nach Verf. nicht zu entbehren, ohne daß damit die Bedeutung der Selektion hinweggeleugnet werden soll. Die Organismen hängen also nicht rein passiv vom Würfelspiel des Zufalls ab; vielmehr wird ihr Körper von den Lebenstätigkeiten beeinflusst und verändert; so sollen im Laufe der Generationen erbliche Abänderungen zustande kommen. Die Vererbungsexperimente beweisen nichts gegen die „Vererbung erworbener Eigenschaften“, denn sie rechnen nur mit wenigen Generationen.

Das Werk bezweckt eine einheitliche Anwendung des Abstammungsgedankens auf sämtliche Gebiete der Zoologie; so bildet für alle Darlegungen die Deszendenzlehre den Angelpunkt. In Form einer Übersicht sind die wichtigsten Regeln der Phylogenese zusammengestellt. Neue erbliche Formen sollen auf zwei verschiedenen Wegen entstehen können, entweder durch zufällige, plötzliche mutative Änderung des Keimplasmas oder, indem Somationen im Laufe der Zeit zu Mutationen werden. Eine Orthevolution kann erfolgen im lamarckistischen Sinne ohne oder nur mit nebensächlicher Mitwirkung der Selektion (Orthogenesis Eimer) oder als Orthoselektion. Von größter Bedeutung ist die zunehmende Vervollkommnung gewisser Gruppen der Organismen; sie ist ein physiologischer Begriff; morphologisch zeigt sie sich in zunehmender Komplikation der Zellen, Gewebe und Organe. Unter Homoiologie wird eine unabhängig erworbene morphologische und physiologische Ähnlichkeit oder Gleichheit bei Tieren verstanden, welche sich unabhängig voneinander von derselben Stammform ableiten.

Der Stammbaum zeigt, daß die vielzelligen Pflanzen und Tiere von einer gemeinsamen Stammform abzuleiten sind, welche wegen ihrer besonderen Wichtigkeit als „Nucleobiont“ bezeichnet wird. Die Karyokinese leitet Verf. von der Amitose durch die Promitosen her. Versucht wird eine Phylogenese der Gewebe. Die erblichen, im Laufe der Stammesgeschichte erworbenen Asymmetrien des Körperbaus lassen sich meist verstehen als Anpassungen oder als sekundäre Folge von solchen. Eingehende Erörterung findet die Phylogenie der Schuppen; es werden drei voneinander unabhängige Gruppen unterschieden: die Placoidreihe, die Ganoidreihe und die Hautknochen; unter den letzteren verdient besondere Beachtung die Stammesgeschichte des Schildkrötenpanzers.

Den Vogelschnabel hat man sich, wie den der Schildkröten, aus der Verschmelzung von Lippenschildern hervorgegangen zu denken. Hierfür spricht die Zusammensetzung mancher Vogelschnäbel aus mehreren Stücken. Die Säugetierhaare sollen sich von Agamidenhaaren herleiten. Die Theorie von Lubbock und Gegenbaur, daß die Insektenflügel aus Tracheenkiemen entstanden sind, wird wieder aufgenommen. Die Vorfahren der Urinsekten können sich von myriopodenartigen Landformen abgeleitet haben, deren Larven ins Wasser einwanderten, hier jene Ausstülpungen erwarben, die bei den terrestren Imagines zu Flügeln wurden. Handlirsch schreibt den Urinsekten einen plumpen Flug zu, während Verf. aus der langen schmalen Flügelform auf ein gutes Flugvermögen schließt.

Auf Grund des Nervensystems werden die Echinodermen von den Anthozoen abgeleitet; erwähnenswert sind die Erörterungen über die Stammesgeschichte der Arthropoden und der Mollusken auf Grund ihres Zentralnervensystems. Die Sempersche Annelidentheorie des Ursprungs der Chordata wird abgelehnt. Nach Verf. ist die Phylogenese des Nervensystems eine der stärksten Stützen des Lamarckismus; eine bloße Selektion von Mutationen kann zur Entstehung der Nervenbahnen, besonders in den komplizierter gebauten Gehirnen, nicht ausreichen. F. Alverdes, Halle.

Fuchs, W. Psychiatrisch-erbbiologische Korrelationsphänomenologie. Zeitschr. f. d. ges. Neurol. und Psychiatrie, 69. Band, 1921, Seite 158–168.

Verf. will auf den Nachweis der Korrelation zwischen Seelenstörung und mangelnden Merkmalen der betroffenen Psyche hinaus. Zu diesem Zweck stellt er eine Übersicht von „phänoplastischen“ Merkmalen auf, von denen er mangelndes Verhalten anzunehmen scheint. Eine äußerst komplizierte Diktion und die Verwendung einer Reihe von Termini, die Verf. selbst bildet, erschweren das Verständnis der Arbeit ungemein.

Eugen Kahn, München.

Kretschmer, Ernst. Körperbau und Charakter. Untersuchungen zum Konstitutionsproblem und zur Lehre von den Temperamenten. 2. Aufl., 1922. Julius Springer. VIII, 195 S., 32 Textabb. Preis broch. M. 84,—, geb. M. 126,—.

Kretschmer hat 260 Fälle, von denen 85 dem zirkulären, 175 dem schizophrenen Formenkreis im weitesten Sinne angehören, auf ihren Körperbau untersucht. Er hat einerseits alles anschaulich bzw. deskriptiv zu Erfassende festzulegen versucht und andererseits mit Bandmaß und Tasterzirkel gemessen. Dabei haben sich ihm drei Körperbautypen ergeben: der pyknische, der asthenische und der athletische; dazu treten als Zusammenfassung einer ganzen Anzahl von kleineren Typengruppen die dysplastischen Körperbautypen.

Diese Körperbautypen stellen sich Kretschmer folgendermaßen dar: der pyknische Typus ist charakterisiert durch seine Rundung und Ausgeglichenheit, die sich sowohl in der guten Plastik von Kopf und Gesicht und in der guten Formung von Rumpf und Extremitäten, als auch in den glücklichen Proportionen der einzelnen Teile untereinander ausspricht. Der pyknische Typ ist, im ganzen gesagt, ebenmäßig; er neigt etwas zur Fülle, ist von gesunder Haut, hat volles weiches Haar bzw., wenn Haarausfall eintritt, eine glatte, spiegelblanke Glatze. Der asthenische Typus entspricht dem insbesondere von Stiller und Bauer beschriebenen gleichnamigen; die

Vertreter dieses Typus sind schmal und dünn, von geringer, schlaffer Muskulatur, zarten Gelenken und Knochen. Im Gegensatz zu dem runden Schädel und dem breiten, schildförmigen oder fünfeckigen frontalen Gesichtsumriß des Pyknikers, ist der Schädel des Asthenikers vielfach hoch, schmal, steil, der Gesichtsumriß oft eiförmig. Die asthenische Haut ist blaß; das Haar der Astheniker ist borstig; asthenische Glatzen sind unregelmäßig geformt. Der Typus der Athletiker imponiert durch starken bzw. plumpen Knochenbau mit vielfach stark entwickelter Muskulatur; in gewissem Sinn ist er das Abbild der rohen Kraft; athletische Schädel sind wuchtig, hoch, derb. Unter den dysplastischen Typen finden sich klein- und hochwüchsige (eunochoide), fettwüchsige (eunochoide und polyglanduläre), hypoplastische, infantile. Mehr noch als bei den asthenischen und athletischen springen bei den verschiedenen dysplastischen Typen die schlechten Proportionen ins Auge, insbesondere, wenn sie einem wohlproportionierten Pykniker gegenüber gestellt werden; Dysplastiker sind fast immer häßlich.

Von allen vier Gruppen wird über viele Einzelheiten berichtet, von denen insbesondere die Mitteilungen über den Sexualbetrieb wichtig sind. Die gleich zu erwähnenden Hauptvertreter der Pykniker haben im ganzen eine normale, unauffällige Sexualität, während die drei anderen Gruppen vielfach sexuell eigenartig sind.

Kretschmer stellt nun eine Häufigkeitsbeziehung der von ihm beschriebenen Körperbautypen mit dem zirkulären (manisch-depressiven) bzw. mit dem schizophhrenen Formenkreis fest: unter 175 Schizophrenen sind 81 Astheniker, 31 Athletiker, 34 Dysplastiker, 2 Pykniker, 3 pyknische Mischformen, der Rest der Schizophrenen verteilt sich auf asthenisch-athletische Mischformen und verwaschene und nicht rubrizierbare Bilder. Unter 85 Zirkulären sind 58 Pykniker und 14 pyknische Mischformen; 4 Astheniker, 3 Athletiker, 2 asthenisch-athletische Mischformen und 4 verwaschene und nicht rubrizierbare Bilder. Daraus kommt Kretschmer zu der Formulierung, daß zwischen der seelischen Anlage der Manisch-depressiven und dem pyknischen Körperbautypus auf der einen, zwischen der seelischen Anlage der Schizophrenen und den drei übrigen Körperbautypen auf der anderen Seite eine deutliche biologische Affinität bestehe.

In der Regel sind die Körperbautypen keineswegs rein, sondern oft verwaschen oder mit Zügen aus einem der anderen Typen untermischt. Aus derartigen Fällen gibt Kretschmer in einem Kapitel „Konstitutionsaufbau“ gewissermaßen einen Extrakt. Er spricht die Meinung aus, daß die Mischungen der Typen vom biologischen Standpunkt aus selbstverständlich seien und nennt diese Mischungen konstitutionelle Legierungen, ein Ausdruck, den er sowohl auf den Körperbau wie auf den psychischen Typus anwendet. Körperbau, Aufbau der Persönlichkeit und endogene Psychose gehen irgendwie auf genotypische Anlagen zurück, von denen sich bald diese, bald jene im Phänotypus stärker durchsetzen. Die Untersuchung der Familie läßt dann die Wurzeln der körperlichen und psychischen Merkmale des Individuums aufdecken. So kann einmal asthenischer Körperbau mit zirkulärer Psychose oder pyknischer Körperbau mit schizophrener Psychose in den Phänotypus gelangen; diese Erscheinungsform nennt Kretschmer Überkreuzung. Außer den Legierungen und Überkreuzungen spielt im Konstitutionsaufbau der Dominanzwechsel eine Rolle, in dem etwa Zeichen des einen Typus erst im späteren Leben auftreten, nachdem ursprünglich Zeichen des anderen vorhanden gewesen waren.

In einem mit Beispielen ausgestatteten Kapitel über charakterologische Familienforschung wiederholt Kretschmer die schon vor ihm aufgestellte Forderung (Rüdin u. a.), daß die psychiatrische Genealogie über die Erfassung der psychotischen Familienglieder hinausgreifend auch die psychisch abartigen und überhaupt alle erreichbaren Glieder erfassen, untersuchen und beschreiben müsse.

Dann gibt Kretschmer eine eingehende Schilderung der Zykliden und schizoiden Persönlichkeiten bzw. Temperamente. Er versteht nach dem Vorgang Bleulers unter Schizoiden die abartigen Typen in schizophreniebelasteten Familien: er bezeichnet als Zyklide die psychopathischen, d. h. die auffälligen, aber doch nicht kranken Glieder in Familien mit manisch-depressiver Belastung. Die Zykliden sind gesellig, gutherzig, freundlich, gemächlich, z. T. heiter, humorvoll, lebhaft, z. T. still, schwernehmend. Sie haben „Gemüt“ bzw. „Gemütlichkeit“. Sie alle charakterisiert die diathetische Proportion zwischen heiter und traurig. Sie sind als hypomanische Persönlichkeiten weltzugewandt, tatkräftige Praktiker, als mehr depressiv gefärbte oder angehauchte stille, behäbige, beschauliche Menschen.

Stellt so der Zyklide gewissermaßen das Natürliche, Verständliche dar, so gibt der Schizoide immer irgendein Rätsel auf; er ist in der Regel eine problematische Natur. Schizoide sind ungesellig, zurückhaltend, humorlos, schüchtern, scheu, empfindsam, nervös, manchmal lenksam, brav, nicht selten gleichmütig und stumpf. Die schizoide Persönlichkeit bekommt ihr besonderes Gepräge durch die psychästhetische Proportion, d. h. durch das eigenartige Mischungsverhältnis von zarter Überempfindlichkeit und ausgesprochener Gemütskälte, ein Mischungsverhältnis, das bei jedem Schizoiden sich irgendwie nachweisen läßt, in dessen Verschiebung Kretschmer den Haupteffekt der schizophrenen Erkrankung sieht. Der Schizoide ist sprunghaft oder zäh, für ihn gibt es nur entweder — oder, Kompromisse kennt er nicht im Gegensatz zum Zykliden, der mit sich reden läßt. Der Schizoide ist oft „reizinadäquat“, d. h. in seiner Psychomotalität lahm, gesperrt, steif, wieder im Gegensatz zum reizadäquaten Zykliden.

Kretschmer schildert eine ganze Reihe von schizoiden und zykliden Einzeltypen, die er z. T. aus den Krankengeschichten Schizophrener und Zirkulärer herausholt und darstellt. Auf der anderen Seite führt er die abartigen, psychopathischen Schizoiden bzw. Zykliden in die Gesundheitsbreite hinein und zeigt hier Persönlichkeiten, an denen die Wesenszüge jener gerade noch angedeutet sind, ohne daß es erlaubt wäre, an ihrer psychischen Vollwertigkeit zu zweifeln; diese Menschen nennt er Schizothymiker und Zyklithymiker. Sie sind die letzten Ausläufer der beiden großen Formkreise in die Normalität hinein, wie umgekehrt die zirkulären und schizophrenen Psychosen die letzten „Zuspitzungen“ oder „Pointierungen“ der normalen Schizothymiker bzw. Zyklithymiker darstellen.

Nachdem er so auf die Durchschnittsmenschen eingegangen ist, beleuchtet Kretschmer noch die zyklithymen und schizothymen Genialen. Unter Führung einer Reihe von Beispielen — der Pykniker Gottfried Keller und Mirabeau, der Astheniker Tasse, Locke, Calvin und anderer — ordnet er die genialen Begabungen folgendermaßen: Unter den Zyklithymikern sind die Dichter Realisten und Humoristen, die Forscher Empiriker, die Führer derbe Draufgänger, flotte Organisatoren, verständige Vermittler. Unter den Schizothymikern sind die Dichter Pathetiker, Romantiker, Formkünstler, die Forscher exakte Logiker, Systematiker, Metaphysiker, die Führer reine Idealisten, Despoten und Fanatiker, kalte Rechner.

Das letzte Kapitel gibt eine Theorie der Temperamente, wobei Temperament „zunächst noch kein geschlossener Begriff, sondern ein heuristisches Kennwort ist“. Im Gehirn sieht Kretschmer das „Erforgsorgan für sämtliche auf das Temperament bezüglichen Wirkungen“. Wahrscheinlich ist das Temperament sehr wesentlich durch das endokrine System bestimmt, ohne daß hier vorläufig etwas Sicheres ausgesagt werden dürfte.

Die Würdigung dieses, innerhalb Jahresfrist in 2. Auflage erschienenen Buches muß nach meiner Überzeugung mit der unumwundenen Anerkennung beginnen, daß es sich um eine ganz außergewöhnliche Leistung handelt, in der eine Fülle von Ideen nach vielen Richtungen hin reichste Anregung geben bzw. schon gegeben haben. Die intuitive Zielsicherheit Kretschmers ist in vielen Einzelheiten erstaunlich. Seine Darstellung ist glänzend; sie ist so glänzend, daß man gelegentlich Gefahr läuft, ihr zu liebe die Kritik hintanzusetzen. Das Buch enthält unter vielen anderen ausgezeichneten Erörterungen und Schilderungen die Schilderung einer Reihe von Persönlichkeits-typen, die zum Besten gehören, was an einschlägigem in der psychiatrischen Literatur zu finden ist.

Die ganz ungewöhnlichen Vorzüge und Verdienste des Buches entheben den Kritiker aber nicht, der Beantwortung von mindestens zwei Fragen, nämlich: 1. ist die angewendete Methode richtig? und 2. was für eine kritische Stellung ist zu den Ergebnissen zu nehmen.

Zur Methodik ist hinsichtlich der Erfassung der Körperbautypen zu sagen, daß der von anthropologischer Seite gemachte Einwand, daß Kretschmers selbst geschaffene Technik nach den anthropometrischen Erfahrungen ungenügend sei, wohl beipflichtet werden muß. Seitdem ich Kretschmers Buch kenne, erneuert sich mir von Tag zu Tag der Eindruck, daß er in seinem pyknischen Typ und in dessen Beziehung zum manisch-depressiven Irresein etwas Richtiges gesehen hat, und daß auch in seinem Sinne Beziehungen zwischen den anderen Typen — besonders dem asthenischen — und der Schizothymie bestehen. Dieser Eindruck paart sich aber immer wieder mit dem Gefühl, daß Kretschmer seine Körperbautypen zuerst intuitiv erfaßt hat und ihnen dann mit seinen deskriptiven und Meßmethoden nachgegangen ist. Er sagt selbst (S. 7): „Auf eine vollkommen künstlerische, sichere Schulung unseres Auges kommt nämlich alles an. Denn ein schülerhaftes Aufnehmen von Einzelmaßen ohne eine Idee und Intuition vom Gesamtaufbau wird uns nicht vom Fleck bringen. Das Bandmaß sieht nichts. Es führt uns an sich niemals zur Erfassung von biologischen Typenbildern, die unser Ziel ist.“ Ich glaube nicht, daß bei der Aufstellung der anthropologischen Schädelformen die Maßzahlen das erste waren, sondern denke mir, daß auch bei dieser Gelegenheit ein intuitiver Blick zum ersten Male Kurz- und Langköpfe gesehen hat. Dann aber dürfte die exakte Maßmethodik eingesetzt haben, die jetzt hochausgebildet ist und deren Anwendung bei entsprechenden Untersuchungen m. E. mit Fug und Recht verlangt werden darf. Denn würden wir bei der Betrachtung der Typen dauernd dem Anschaulichen den Vorrang lassen, so würden wir auch bei objektivster Einstellung immer Gefahr laufen, die Körperbaubefunde der psychologischen Diagnose irgendwie anzunähern. Es soll Kretschmer kein Vorwurf gemacht werden, daß er die Resultate der Untersuchungen von nicht mehr als 260 Fällen wiedergibt, da er selbst gelegentlich (S. 10) sagt, daß er nicht Fertiges, sondern Anregungen geben wolle. Es muß aber angemerkt werden, daß er nur absolute Maßzahlen gibt, anstatt Quotienten, oder, wie die Anthropologen sagen, Indices zu errechnen.

Soviel über die Methodik bei der Erfassung der Körperbautypen. Zur Erfassung der zykliden und schizoiden Typen, deren formale und psychologische Brillanz nochmals ausdrücklich betont sei, muß bemerkt werden, daß sie vielfach aus Psychosen der betreffenden Formenkreise hergeleitet werden. Unsere Erfahrungen beim manisch-depressiven Irresein scheinen diesem Vorgehen eine gewisse Berechtigung zu geben, weil wir die schweren Störungen dieser Erkrankung vielfach als nichts anderes denn als krankhafte Steigerungen gewisser normaler Gemütsvorgänge glauben erfassen zu können. Anders dürfte dies bei der Schizophrenie sein, insofern als nämlich die Geisteskrankheit Schizophrenie von der psychopathischen Eigenart des Schizoiden keineswegs nur quantitativ unterschieden ist; hier kommt etwas Besonderes, Neues dazu, nämlich die prozeßhafte Störung bzw. Zerstörung. Kretschmer ist diese Sachlage, wie aus einer späteren kleineren Arbeit (Klinische Wochenschrift 1922, H. 1) hervorgeht, keineswegs entgangen. Im Hinblick darauf muß aber mit Entschiedenheit gesagt werden, daß die Schizophrenie etwas anderes ist als eine bloße Zuspitzung des Schizoids.

Vor einiger Zeit habe ich selbst auf das Zusammentreten von Erbanlagen hingewiesen, die für sich im manisch-depressiven bzw. im schizophrenen Erbkreis wirken. Deshalb werde ich der letzte sein, der die Richtigkeit von Kretschmers Annahme bestreitet, daß Mischungen¹⁾ auch bei den psychopathischen Persönlichkeiten dieser Formenkreise nicht nur gelegentlich, sondern außerordentlich häufig, vielleicht sogar in der Regel vorkommen werden. Dabei ist aber zu bedenken, daß wir bei allzu freigiebigem Anwendung der vom biologischen Standpunkt aus bei Kretschmer keineswegs scharf gefaßten Begriffe der Legierung und der Überkreuzung große Gefahr laufen, allzu sehr zu verwischen, anstatt zuerst einmal differentes so scharf als möglich herauszuarbeiten. Und das um so mehr, als zwar nach meiner Überzeugung der Kern des Schizoiden, wenn auch noch nicht mit aller Schärfe erfaßt, so doch unverkennbar deutlich ist, aber das Zyklode leider noch reichlich zerfließlich und wenig scharf umrissen zu sein scheint. Daß die von Hoffmann eingeführte, von Kretschmer übernommene Anwendung des Goldschmidtschen Begriffs des Dominanzwechsels in diesem Zusammenhang falsch ist, weil wir gar keinen Grund zu der Annahme haben, daß die Genotypen des Schizoids und des Zyklids in irgendeinem allelomorphen Verhältnis zueinander stehen, setzt Länge in einer nächstens erscheinenden Arbeit ausführlich auseinander. Ob hinsichtlich des Körperbaus der Kretschmerschen Typen vom Dominanzwechsel gelegentlich gesprochen werden kann, ist mindestens eine noch ganz ungelöste Frage.

Mit den letzten Ausführungen ist schon in die Stellungnahme zu den Ergebnissen Kretschmers eingetreten. Diese werden zweifellos dadurch beeinträchtigt, daß die Begriffe Legierung, Überkreuzung und Dominanzwechsel stets erlauben, an sich widerspruchsvoll erscheinende Befunde zu erklären, und — um es gerade herauszusagen — dazu verführen, die angenommene Affinität gewisser Körperbautypen zu gewissen psychologischen Typen in jedem Falle zu finden bzw. zu konstruieren. Dabei lege ich Wert darauf, nochmals zu betonen, daß tatsächlich Beziehungen zwischen Kretschmers Pyknik und dem zirkulären Formenkreis und zwischen seinem asthenischen Typus und dem schizophrenen Kreis zu bestehen scheinen. Wenn wir der Richtigkeit dieser Intuition näher zu kommen versuchen wollen,

¹⁾ Man sollte wohl besser von einem Nebeneinander, als von Mischungen sprechen.

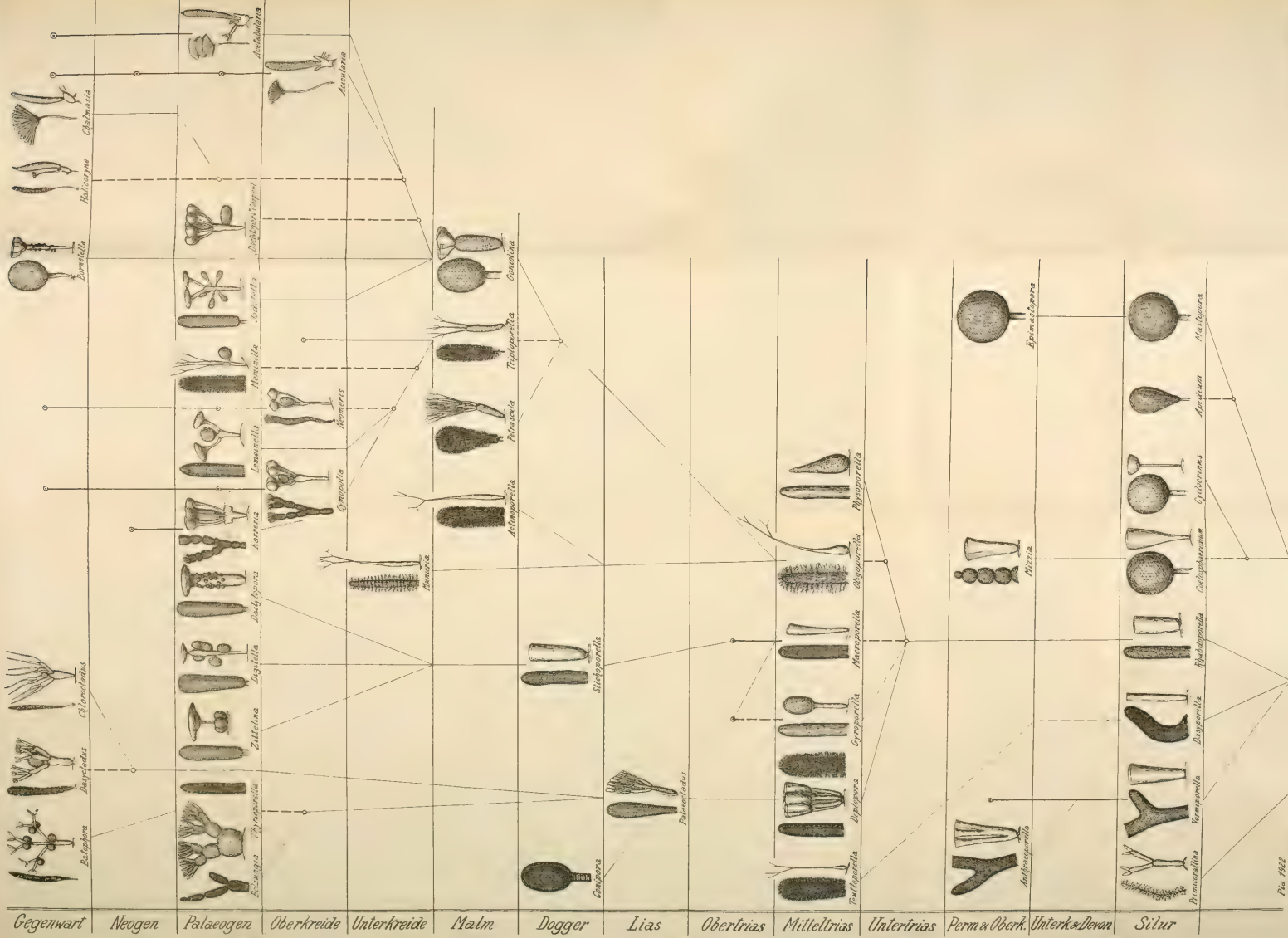
werden wir uns bemühen müssen, so sehr als möglich ohne Legierungen und Überkreuzungen durchzukommen — vom Dominanzwechsel ganz zu schweigen.

Wenn ich meine Stellungnahme zu den Ergebnissen Kretschmers zusammenfasse, so würde ich sagen müssen, daß hinsichtlich des Zusammenhangs von Körperbau und Psychik eine Anregung von allerhöchstem Wert gegeben ist; daß Kretschmer wesentliche Zusammenhänge intuitiv erfaßt zu haben scheint; daß die Klärung dieser Zusammenhänge eingehenden, methodisch etwas anders gearteten Untersuchungen vorbehalten ist. Die psychischen Typen sind zum Teil genial gesehen, fast durchweg glänzend beschrieben. Kretschmers Psychologie des Schizoiden ist sicher in vielem richtig; sie krankt daran, daß sie zu sehr aus der schizophrenen Psychose abgeleitet wird. Die zykliden Typen sind allzu blaß; weitere Untersuchungen werden zu zeigen haben, ob dies mehr an den Typen oder an der Betrachtungsweise liegt.

Kretschmer hat wiederholt ausdrücklich bemerkt, daß er keineswegs der Ansicht sei, mit den Schizothymen und Zykliden bzw. ihren Mischungen die Gesamtheit der menschlichen Persönlichkeiten erschöpft zu haben. Es ist mit Sicherheit zu erwarten, daß wir auch noch ganz andersartige Persönlichkeiten werden erfassen lernen, und daß wir dann auch wohl in die Lage kommen werden, die heutigen, grundlegend durch Kretschmer bestimmten Anschauungen über die Zykliden und Schizoiden zu modifizieren.

Eugen Kahn, München.





Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts

von Professor Dr. C. Correns-Berlin und Prof. Dr. R. Goldschmidt.
Erweiterte Fassung zweier Vorträge. Mit 55 z. T. farbigen Text-
abbildungen. Geheftet 4,5

Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts

nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen von Professor Dr.
C. Correns. Mit 9 Textabbildungen. Geheftet 1,5

Mechanismus und Physiologie der Geschlechts- bestimmung

von Professor Dr. Richard Goldschmidt, Mitglied
des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie. Mit zahlreichen Ab-
bildungen. Geheftet 9

Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzen- züchtung,

ein Lehrbuch für Landwirte, Gärtner und Forst-
leute, von Professor Dr. Erwin Baur. Mit 6 Tafeln und 11 Text-
abbildungen. Gebunden 3

Die stoffliche Grundlage der Vererbung

von Th. H. Morgan, Professor der experimentellen Zoologie an der Columbia-
Universität in New-York. Vom Verfasser autorisierte deutsche
Ausgabe von Dr. Hans Nachtsheim, Privatdozent für Vererbungs-
lehre an der Landwirtschaftlichen Hochschule Berlin. Mit 118 Ab-
bildungen. 9

Grundlagen einer Biodynamik

von Dr. Johannes Reinke,
Professor an der Universität Kiel. Geheftet 6

Die obigen Preisziffern sind die Grundzahlen, die mit der jeweils gültigen Schlüssel-
zahl — Mitte November 1922: 300 — zu multiplizieren sind, wodurch sich die Ver-
kaufspreise ergeben. Schlüsselzahl und Grundzahlen für gebundene Exemplare sind
freibleibend. Für das Ausland tritt der vorgeschriebene Teuerungszuschlag hinzu.

Inhaltsverzeichnis von Bd. XXX Heft 12

Mit Titelbild Mendel

Abhandlungen

	Seite
Ladebeck, Ernst, Die Farben einigen Hühnerrassen	1—62
Pia, Julius, Einige Ergebnisse neuerer Untersuchungen über die Geschichte der Siphoneae verticillatae. (Mit Tafel 1)	63—98
Hoff, August, Zur Variabilität von Arianta (Helix) arbustorum Leach	99—129

Kleinere Mitteilung

Stackelberg, Ed. v., Die Grundformel der regelmäßigen Idiophorie	130—137
--	---------

Referate

Fuchs, W., Psychiatrisch-erbbiologische Korrelationsphänomenologie (Kahn)	139
Kretschmer, Ernst, Körperbau und Charakter. Untersuchungen zum Konstitutionsproblem und zur Lehre von den Tem- peramenten (Kahn)	139
Plate, L., Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre (Alverdes)	138

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

BIBLIOTHECA GENETICA, herausgegeben von Professor
Dr. E. Baur.

- Band I: Studien über die Mendelsche Vererbung der wichtigsten Rassenmerkmale der Karakulschafe bei Reinzucht und Kreuzung mit Rambouillets von Hofrat Professor Dr. L. Adametz. Mit 32 Abbild. auf 16 Tafeln. Geheftet 15,9
- Band II: Studien zum Domestikationsproblem. Untersuchungen am Hirn von Dr. Berthod Klatt, Privatdozent der Zoologie an der Hamburgischen Universität. Mit 2 Tafeln und vielen Textabbildungen. Geheftet 12
- Band III: Distribution of Sex Forms in the Phanerogamic von Cecil und Helene Yampolsky. Geheftet 4,2

Die obigen Preisziffern sind die Grundzahlen, die mit der jeweils gültigen Schlüsselzahl — Mitte November 1922: 300 — zu multiplizieren sind, wodurch sich die Verkaufspreise ergeben. Schlüsselzahl und Grundzahlen für gebundene Exemplare sind freibleibend. Für das Ausland tritt der vorgeschriebene Teuerungszuschlag hinzu.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

BAND XXX HEFT 3

ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

IN VERBINDUNG MIT

H. NACHTSHEIM-BERLIN (REF. ZOOL.), **E. SCHIEMANN**-BERLIN (NEUE LITER.),
G. STEINMANN-BONN (REF. PAL., NEUE LITER. PAL.),
F. v. WETTSTEIN-BERLIN (REF. BOTANIK)

LEIPZIG
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1923

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier einen Band von etwa 20 Druckbogen bilden.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata, sowie alle auf die **Redaktion** bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

Prof. Dr. E. Baur, Berlin N 4, Invalidenstraße 42,

Landwirtschaftliche Hochschule

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35.

Schöneberger Ufer 12a.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Als Bogenhonorar für die Mitarbeiter und zwar für Originalabhandlungen und Kleinere Mitteilungen gilt die Grundzahl 32, für Referate 48, für Literaturlisten 64. Die Honorarsumme selbst ergibt sich durch Multiplikation dieser Grundzahlen mit einem Drittel der jeweils gültigen, vom Börsenverein der Deutschen Buchhändler festgesetzten Schlüsselszahl. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und Kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Abzüge ohne besonderen Titel auf dem Umschlag kostenfrei geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Freiabzüge zur Anfertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird gegen Erstattung der Kosten geliefert. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Abzügen gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift gegen Erstattung der Kosten bei rechtzeitiger Bestellung bezogen werden.

Studien über Variabilität.

3. Über die Variabilität der Collembolen.

Von Dr. Jur. Philiptschenko,

Professor an der Universität zu Petrograd.

(Eingegangen am 10. Juni 1923.)

Die Variabilitätslehre ist, selbst in dem Teile, welcher die gewöhnliche individuelle Variabilität behandelt, bis auf unsere Tage äußerst arm an genau festgestelltem Tatsachenmaterial. Das Erbringen eines solchen Materials aus den verschiedensten Gruppen der Organismenwelt und mit Hilfe genauer Methoden der Variationsstatistik bildet, unserer Meinung nach, eine der nächstliegenden Aufgaben der modernen Genetik.

In den beiden ersten Studien haben wir die Variabilitätsfrage in Abhängigkeit von Geschlecht und Alter bei den niederen Krebstieren (*Entomostraca*) behandelt¹⁾; die vorliegende Arbeit hat sich zur Aufgabe gestellt, drei die Variabilitätsfrage tangierende Thesen, welche noch von Darwin aufgestellt und hernach in die Arbeiten einiger anderer Autoren aufgenommen wurden, einer Revision zu unterziehen. In der „Entstehung der Arten“ Darwins²⁾ lesen wir folgende drei Sätze:

1. „Weit und sehr verbreitete und gemeine Arten variieren am meisten.“
2. „Arten der größeren Gattungen in jedem Lande variieren häufiger als die Arten der kleineren Genera.“
3. „Spezifische Charaktere sind veränderlicher als Gattungsscharaktere.“

¹⁾ Etudes de variabilité. 1. La variabilité des formes jeunes et adultes chez les Crustacées inférieures. — Trav. de la Soc. Natur. de Pétrougrade. LI. 1. 1921. 2. La variabilité des mâles et des femelles chez les Crustacées inférieures. Ibid. LII. 1. 1922.

²⁾ Über die Entstehung der Arten. 6. Aufl. Deutsch von Carus. Kap. II u. V. Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. XXX.

In den beiden ersten Thesen handelt es sich freilich nur um einen größeren oder geringeren Reichtum an Varietäten für jede einzelne Art, jedoch beziehen sich diese Worte, zweifellos, auch auf die rein individuelle Variabilität, da wir bei Darwin gleich weiter folgenden Passus lesen: „Ebenso ist die Unterscheidung zwischen „Varietät“ und „individueller Abänderung“ nur eine Sache der Willkür und Bequemlichkeit“.

Um die Richtigkeit dieser Thesen einer Prüfung zu unterwerfen, habe ich eine Gruppe der niederen Insekten, die Collembolen, gewählt und zwar aus zwei Gründen. Einmal sind für solche Untersuchungen, im allgemeinen, winzig kleine Vertreter der Anthropoden, welche unter dem Mikroskop gemessen werden müssen, die am meisten geeigneten Objekte, da sich an denselben gewöhnlich eine genügende Anzahl von Messungen vornehmen läßt, welche sämtliche wichtigste Eigentümlichkeiten ihres Baues umfassen und somit ein vollständiges Bild über die Variabilität des Gesamtorganismus entwerfen und nicht bloß dessen einzelner Organe resp. Teile. Zum zweiten, um gewisse Besonderheiten im Bau als Artmerkmale, andere als Gattungsmerkmale usw. ansehen zu können, muß man, natürlich, in der Systematik der zur Untersuchung gewählten Gruppe genau orientiert sein: in dieser Hinsicht ist nun die Ordnung der Collembolen für mich ein wohlbekanntes Objekt.

Die Messungen wurden stets unter dem Mikroskop mit Hilfe eines Meßokulars an Alkoholmaterial vorgenommen. Letzteres ist entweder von mir speziell zu diesem Zwecke im Sommer 1921 in Peterhof, während meines Aufenthaltes im Peterhofer Naturwissenschaftlichen Institut, gesammelt worden (drei Arten der Gattung *Tomocerus*, *Isotoma viridis* und *I. quadrioculata*, *Onychiurus armatus*, *Sminthurus fuscus*, *Dicrytoma atra*), oder ist meinen früheren Sammlungen, aus anderen Orten, entnommen (*Isotoma palustris* und *I. cinerea* aus Bologoje, *Tetradontophora gigas* aus Neu-Alexandria in Polen), oder, endlich, entstammt der reichhaltigen Collembola-Kollektion des Zoologischen Museums der Russischen Akademie der Wissenschaften (*Podura aquatica* aus Obdorsk, *Hypogastrura viatica* vom Murman, *Hypogastrura schuppli* und *Onychiurus alborufescens* aus der Schweiz).

Da es sich hierbei um systematisch wichtige Merkmale handelte, so wurden die an verschiedenen Vertretern einer jeden Art vorgenommenen Messungen untereinander verglichen und in Form von Verhältnissen zueinander oder Indices ausgedrückt. Für jede Reihe solcher Indices wurde der entsprechende Mittelwert (M), sowie der mittlere

Fehler des Mittelwertes (m)¹⁾ [also $M \pm m$], die Standardabweichung (σ) und der Variationskoeffizient (C) bestimmt, wobei sämtliche genannte Größen, wie auch die extremsten Glieder einer jeden Reihe (lim.), für jede Art weiter unten in Tabellenform angeführt werden. Nach der Größe des Variationskoeffizienten (C) wurde auf einen größeren oder geringeren Grad der Variabilität jedes einzelnen Zahlenverhältnisses oder Index geschlossen.

Bekanntlich entspricht der mittlere Fehler des Variationskoeffizienten, wenn derselbe nicht zu groß ist, dessen Größe dividiert durch die Quadratwurzel aus der Doppelzahl der Reihenglieder (n), d. h. $m = \frac{C}{\sqrt{2n}}$.

Auf Grund dieses Faktums habe ich es für möglich gehalten bloß an je 50 Exemplaren einer jeden von mir untersuchten Art Messungen vorzunehmen: ist nun einmal, wie es gewöhnlich der Fall ist, die Größe des Variationskoeffizienten nicht mehr als 10, so ist dessen mittlerer Fehler eine Bruchzahl und kann infolgedessen für unsere Zwecke auch nicht von besonderer Bedeutung sein.

Und wirklich, wie aus meinen Messungen zu ersehen war, ließ sich schon auf Grund der Untersuchungen der ersten 25 Exemplare einer jeden Art eine ziemlich richtige Vorstellung über den Mittelwert eines jeden für die betreffende Art charakteristischen Index und dessen Variationskoeffizienten gewinnen, eine Vermehrung hingegen der Untersuchungsobjekte über 50 hinaus (bis 75 oder gar bis 100) führte zu geringe Änderungen in die erhaltenen Größenverhältnisse hinein, als daß es lohnenswert gewesen, diese überflüssige Arbeit zu vollbringen. Selbst wenn bloß je 50 Exemplare einer jeden Art gemessen wurden — wie im gegebenen Fall — so mußten zu Zwecken der vorliegenden Arbeit an den Vertretern von 15 Collembolenarten doch mehr als 10000 mikroskopische Messungen vorgenommen werden.

Gegen die Möglichkeit, in dem Variationskoeffizienten den Ausdruck für das Variabilitätsmaß erblicken zu können, hat sich seinerseits

¹⁾ Anstatt des allgemeingebräuchlichen wahrscheinlichen Fehlers des Mittelwertes $E_m = \pm 0,6745 \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$ bediene ich mich überall des „mittleren Fehlers“, wie ihn Johansson nennt, $m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$, welcher, wie aus diesen Formeln zu ersehen ist, ungefähr um anderthalbmal größer ist, als der wahrscheinliche Fehler. Für den Variationskoeffizienten wird ebenfalls überall der mittlere Fehler m_c und nicht der wahrscheinliche Fehler E_c in Betracht gezogen.

Duncker¹⁾ ausgesprochen. Dort, wo die Standardabweichung, wie das stets bei der kontinuierlichen Variation oder den Klassenvarianten der Fall ist, sich mit der Zunahme des Mittelwertes gleichzeitig vergrößert, kann von einer Untauglichkeit des Variationskoeffizienten selbstverständlich nicht die Rede sein. Jedoch in den Fällen diskreter Varianten wie überhaupt bei der diskontinuierlichen Variation meristischer Merkmale läßt sich eine solche Abhängigkeit zwischen dem Mittelwert und der Standardabweichung häufig nicht nachweisen und dann kann der Variationskoeffizient wirklich eine falsche Vorstellung über die Variabilität der betreffenden Reihe geben. Wenn z. B. irgend ein Merkmal bei der einen Art seiner Zahl nach zwischen 4 und 8 variiert, bei einer anderen zwischen 14 und 18 und zudem bei beiden Arten der Variationsgrad derselbe ist, so werden die Standardabweichungen in beiden Fällen die gleichen sein, die Variationskoeffizienten dagegen werden, wegen der Verschiedenheit der Mittelwerte, in beiden Reihen stark differieren.

Ungeachtet dessen haben wir, wie es mir scheint, auch in diesen Fällen nicht den geringsten Grund uns von der Berechnung des äußerst bequemen Variationskoeffizienten loszusagen, nur muß derselbe auf besondere Art bestimmt werden: die erste (unterste) Klasse einer solchen Reihe von diskreten Varianten muß, ungeachtet ihres absoluten Wertes, gleich 1 angenommen werden, die übrigen — 2, 3 usw., wobei auf Grund dieser Größen und deren Frequenz M und σ auf gewöhnliche Weise bestimmt werden und C auf dem Wege ihres Verhältnisses zueinander. Die auf solchem Wege erhaltenen Variationskoeffizienten werden in allen Fällen diskreter Varianten sehr wohl miteinander zu vergleichen sein. — Der einzige Fall, wo der Variationskoeffizient nicht am Platze wäre, läge vor, wenn wir es bloß mit zwei Klassen des Größenwertes irgend eines Merkmales zu tun hätten; einen solchen Fall repräsentiert die alternative Variation, bei welcher die Standardabweichung schon keinen nominellen, sondern bloß noch einen abstrakten Wert hat, indem dieselbe nur noch in Prozenten zum Ausdruck gebracht werden kann.

Was die von mir ausgeführten Messungen anbelangt, so wurden dieselben stets so vorgenommen, daß das bei verschiedenen Vergrößerungen des Mikroskops zu untersuchende Tier in Seitenlage gebracht wurde; alsdann wurden die Größenverhältnisse in Prozenten in Form

¹⁾ Duncker, G., Syngnathiden Studien. I. Variation und Modifikation bei *Siphonostoma typhle* L. — Mitteil. naturhist. Mus. Hamburg. 25. 1908.

der folgenden Indices ausgedrückt, von denen die mit großen Buchstaben bezeichneten einen umfangreicheren, den einer Gattung entsprechenden Charakter tragen, dagegen die mit kleinen Buchstaben einen engeren und mehr speziellen Artcharakter.

- A — $\frac{\text{Länge des Abdomens}}{\text{Länge des Körpers}}$: beide Messungen wurden von der Rückenseite aus berechnet, wobei unter „Länge des Körpers“ die Gesamtlänge von Thorax + Abdomen zu verstehen ist.

Dieses Größenverhältnis ist äußerst konstant bei sämtlichen untersuchten Vertretern der Unterordnung *Arthropleona* und ist ungefähr gleich $\frac{2}{3}$ (60—70%).

- B — $\frac{\text{Länge der Kopfdiagonale}}{\text{Länge des Körpers}}$: als Diagonale des Kopfes wurde, wie üblich, die größte Länge des Kopfes angenommen.

Ebenfalls ein für die einzelnen Gattungen wenig variierendes Verhältnis, besonders konstant bei allen untersuchten *Entomobryomorpha* und vielen *Poduromorpha*, woselbst es ungefähr gleich $\frac{1}{4}$ (20—30%) ist.

- C — $\frac{\text{Länge des 3. Abdominaltergits (Abd. III)}}{\text{Länge des 4. Abdominaltergits (Abd. IV)}}$

Größenverhältnis, auf welchem eine Einteilung der *Entomobryomorpha*-Gruppe in die wichtigsten Gattungen und Unterfamilien (jetzt die Familien *Isotomidae* CB., *Tomoceridae* CB., *Entomobryidae* CB.) gegründet ist. Ebenso charakteristisch scheint es auch für verschiedene Gattungen der *Poduromorpha* zu sein.

- D — $\frac{\text{Länge des 3. Antennengliedes}}{\text{Länge des 4. Antennengliedes}}$

Dieses Verhältnis trägt bei vielen *Entomobryomorpha* (z. B. bei den *Tomocerus*-Arten) einen Artcharakter und wurde bei ihnen, wegen Brüchigkeit und leichter Regenerationsfähigkeit ihrer Antennen, nicht bestimmt. Im Gegensatz dazu drückt dasselbe in der Unterordnung *Symphyleona* ein typisches Gattungsmerkmal aus, auf welchem die Einteilung in die alten Gattungen *Sminthurus* und *Dicryptoma* (*Papirius*) basiert. Im Interesse genauerer Messungen wurden bei diesen Formen ihre Antennen vorerst herauspräpariert.

- a — $\frac{\text{Antennenlänge}}{\text{Länge der Kopfdiagonale}}$

Ein gutes Artmerkmal innerhalb der Vertreter der Gattungen *Tomocerus* und *Isotoma*. Es wurde bloß bei letzteren angewandt, da bei

den *Tomocerus*-Arten die Antennen stets entweder in lädiertem oder im Zustande der Regeneration angetroffen wurden.

- b — $\frac{\text{Länge der unteren Klaue (Empodialanhang)}}{\text{Länge der oberen Klaue}}$: am 3. Beinpaar, von der Außenseite, chordaartig.
- c — $\frac{\text{Furcallänge}}{\text{Abdomenlänge}}$: die Länge der Springgabel, wie auch des Abdomens, wurde dorsalwärts gemessen.
- d — $\frac{\text{Manubriumlänge}}{\text{Länge des Dens} + \text{Mucro}}$ | die Länge dieser Bestandteile der Furca, wie auch die Gesamtlänge derselben,
- e — $\frac{\text{Mucrolänge}}{\text{Denslänge}}$ | wurde von der Dorsalseite (inneren Seite) gemessen.
- f — $\frac{\text{Mucrolänge}}{\text{Länge der oberen Klaue am 3. Beinpaar}}$: dieses Verhältnis wurde anstatt des vorhergehenden bei Vertretern der Gattung *Iso-toma* benutzt, bei welchen sich der Mucro, im Vergleich zum Dens, durch eine zu geringe Größe unterscheidet.
- g — $\frac{\text{Länge des Analdorns}}{\text{Länge der oberen Klaue am 3. Beinpaar}}$: beide in Vergleich gebrachten Messungen wurden an der Außenseite, chordaartig, genommen.

Außerdem wurden bei Vertretern der Gattung *Tornocerus* drei Merkmale meristischen Charakters in Betracht genommen und in ihrem absoluten Werte in Rechnung gezogen¹⁾:

- 12 — Zahl der Dentalorne an der Furca,
 13 — Zahl der Medialzähne am Mucro,
 14 — Zahl der Zähne an den oberen Klauen des 3. und 1. Beinpaares (summarisch). — Diese Messung wurde bloß bei *Tomocerus vulgaris* Tullb. vorgenommen, da nur bei dieser Art die Zahl dieser Zähne variiert.

Indem ich nun zur Besprechung der oben formulierten Thesen übergehe, wende ich mich vor allem der Frage über die Variabilität der Gattungs- und Artmerkmale zu. Ich muß gleich bemerken, daß ich als Artmerkmale diejenigen Größenverhältnisse ansehe, deren Mittelwert ermöglicht eine oder mehrere Arten innerhalb einer Gattung

¹⁾ Der Variationskoeffizient für die drei gegebenen Messungen wurde außer auf gewöhnliche Weise auch noch nach der oben angeführten Art bestimmt (untere Zahl in der Tabelle).

von den anderen zu unterscheiden, während bei den Gattungsverhältnissen die Mittelwerte mehr oder weniger konstante Größen innerhalb einer oder sogar einer Gruppe von Gattungen repräsentieren. Es ist somit der Terminus „Gattungs“-Merkmal von uns hierselbst im allerweitesten Sinne des Wortes gebraucht worden und bezieht sich häufig nicht bloß auf eine Gattung, sondern auf eine ganze Familie oder gar auf eine Gruppe. Eine so weit gehende Ausbreitungssphäre diesem Terminus zu verleihen ist schon deswegen unumgänglich nötig gewesen, da mit der Entwicklung der Collembolensystematik deren alte Gattungen, welche noch von Lubbock, Tullberg und anderen aufgestellt wurden, in eine ganze Reihe von neuen Gattungen zergliedert worden sind und in dem modernen System Börners nicht selten als Unterfamilien und sogar Familien auftreten.

Zwecks Vergleichs der Variabilität der Gattungs- und Artverhältnisse lenkte ich meine Aufmerksamkeit zuerst auf die Vertreter zweier Gattungen (im früheren Sinne dieses Wortes) hin, *Isotoma* und *Tomocerus*, welche der Zentralgruppe *Collembola-Entomobryomorpha* angehören. Die Gattung *Tomocerus* ist jetzt durch Börner (wie es mir scheint, ohne genügende Begründung) in zwei separate Gattungen gespaltet *Tomocerus* (B.) und *Pogonognathus* (B.), die Gattung *Isotoma* in eine ganze Reihe neuer Gattungen, welche jedenfalls zum mindesten als gute Untergattungen angesehen werden müssen. Aus diesen Gattungen wählte ich zu meinen Untersuchungen die typischen Formen heraus, und zwar folgende:

Tomocerus

(*Pogonognathus*) *longicornis* (Müll. Lubb.),

(*Pogonognathus*) *plumbeus* (Templ. Ågr.),

vulgaris Tullb.,

letztere Art ist, zum Unterschiede von allen übrigen, verschiedenen Ortschaften entnommen,

Isotoma

viridis Bourl. Schött — *forma principalis*,

(*Isotomurus*) *palustris* Müll. — var. *prasina* Reut.,

(*Vertagopus*) *cinerea* Nic.,

(*Folsomia*) *quadrioculata* Tullb.

Selbstverständlich wurden stets nur völlig ausgewachsene, geschlechtsreife Exemplare einer jeden Art gemessen, wobei folgende Größenverhältnisse erlangt wurden.

Tomocerus

<i>longicornis</i> (Müll. Lubb.				<i>plumbeus</i> (Templ. Agr.)				<i>vulgaris</i> Tullb.			
lim.	M	σ	C	lim.	M	σ	C	lim.	M	σ	C
A 63-72	65,72 \pm 253	1,789	2,72 \pm 27	62-71	65,96 \pm 327	2,315	3,51 \pm 35	58-69	64,80 \pm 363	2,569	3,96 \pm 40
B 21-25	23,08 \pm 117	0,929	4,02 \pm 40	21-25	22,71 \pm 126	0,891	3,92 \pm 39	20-24 1/2	22,38 \pm 142	1,008	4,50 \pm 45
C 130-158	149,08 \pm 672	4,752	3,19 \pm 32	139-164	150,88 \pm 844	5,970	3,96 \pm 40	136-158	147,40 \pm 979	6,921	4,70 \pm 47
	$M_c = 3,31 \pm 19$				$M_c = 3,80 \pm 22$				$M_c = 4,39 \pm 25$		
b 50-63	57,22 \pm 503	3,557	6,22 \pm 62	45-61	53,50 \pm 445	3,145	5,88 \pm 59	47-59	54,12 \pm 432	3,057	5,65 \pm 56
c 73-88	80,52 \pm 535	3,785	4,70 \pm 47	70-89	78,72 \pm 675	4,775	6,07 \pm 61	71-87	78,52 \pm 651	4,605	5,86 \pm 59
d 57-73	66,48 \pm 450	3,183	4,79 \pm 48	62-79	70,02 \pm 574	4,057	5,79 \pm 58	55-69	61,96 \pm 546	3,862	6,23 \pm 62
e 12 1/2-15	14,01 \pm 087	0,612	4,37 \pm 44	15 1/2-20	17,84 \pm 213	1,065	5,97 \pm 85	17 1/2-25	21,83 \pm 276	1,935	8,95 \pm 89
	$M_c = 5,02 \pm 25$				$M_c = 5,93 \pm 33$				$M_c = 6,67 \pm 34$		
12 6-9	7,28 \pm 098	0,694	9,53 \pm 95 30,44 \pm 3,04	6-10	8,08 \pm 101	0,717	8,87 \pm 89 23,28 \pm 2,33	12-16	14,45 \pm 229	1,023	7,08 \pm 1,12 29,65 \pm 4,69
13 4-8	6,12 \pm 143	1,013	16,55 \pm 1,65 32,47 \pm 3,25	4-8	6,36 \pm 195	0,975	15,33 \pm 2,19 29,02 \pm 4,15	5-9	7,90 \pm 152	0,831	10,52 \pm 1,36 21,41 \pm 2,76
14								10-13	12,00 \pm 123	0,872	7,27 \pm 73 29,07 \pm 2,91

Anmerkung. Die Indices b und c, welche sich wenig bei diesen drei Arten voneinander unterscheiden, tragen jedoch einen wohl ausgeprägten Artcharakter, was besonders in die Augen fällt, wenn wir zu anderen Arten derselben Gattung, wie *Tomocerus minutus* Tullb. oder *Tomocerus sibiricus* (Reut.) Axels. uns wenden.

Die in diesen Tabellen (S. 152 u. 153, 154) angeführten Variationskoeffizienten und besonders die für jede Art berechneten mittleren Variationskoeffizienten, wie für die Gattungs- so auch für die Artmerkmale (M_i) sprechen zweifellos dafür, daß wirklich die Gattungsverhältnisse bedeutend weniger variabel sind, als die Artverhältnisse. Für jeden einzelnen dieser mittleren Variationskoeffizienten ist auch dessen mittlerer Fehler angeführt, der nach der Formel $M_i = \frac{\sum C}{N} \pm \frac{\sqrt{\sum m_c^2}}{N}$ berechnet worden ist.

Wenn wir nun für eine jede unserer Arten die Differenz zwischen dem mittleren Variationskoeffizienten der Artmerkmale und demjenigen der Gattungsmerkmale zusammen mit dem mittleren Fehler dieser Differenz (nach der Formel: $m_{\text{Diff.}} = \pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$) bestimmen, so erhalten wir folgende Zahlen:

<i>Tomocerus</i>		<i>Isotoma</i>	
<i>longicornis</i>	1,71 \pm .31	<i>viridis</i>	2,52 \pm .27
<i>plumbeus</i>	2,13 \pm .40	<i>palustris</i>	3,64 \pm .36
<i>vulgaris</i>	2,28 \pm .42	<i>cinerea</i>	2,94 \pm .32
		<i>quadrioculata</i>	4,63 \pm .57

Hieraus folgt, daß die Differenz zwischen den entsprechenden mittleren Variationskoeffizienten den mittleren Fehler dieser Differenz bei den Vertretern der Gattung *Tomocerus* um $5\frac{1}{2}$, bei denjenigen der Gattung *Isotoma* um 8—10mal übersteigt, d. h. um eine genügende Anzahl von Malen.

Es muß noch darauf aufmerksam gemacht werden, daß von den von uns angeführten Gattungsmerkmalen der Index A, dessen Größe (60—70%), wie wir hernach sehen werden, nicht bloß den Vertretern der Gattungen *Isotoma* und *Tomocerus*, sondern auch sämtlichen untersuchten *Poduromorpha* eigen ist, sich durch den allergeringsten Variabilitätsgrad auszeichnet. Dagegen fällt der größte Variationskoeffizient von sämtlichen Artverhältnissen (nicht meristischen Typus) auf den Index f. Indessen trägt dieser Index bei *Isotoma palustris*, nach unseren Untersuchungen, schon den Charakter eines Unterartmerkmals und ermöglicht eine Einteilung sämtlicher Varietäten der genannten Spezies in zwei Gruppen: bei var. *prasina* Reut. und var. *balteata* Reut. schwankt dessen Größe zwischen 32—50 (Mittelwert gegen 40), bei var. *bimaculata* Ågr., var. *unifasciata* CB. und var. *trifasciata* Axels. Linn. (unserer Meinung nach ist es richtiger eben diese drei Formen in eine *forma principalis* Schött zusammenzufassen) schwankt die Größe dieses Index zwischen 22 und 31 (Mittelwert bei 25).

	<i>viridis</i> Bourl. Schött.				<i>palustris</i> (Müll.) var. <i>prasina</i> Reut.			
	lim.	M	σ	C	lim.	M	σ	C
A	58—64	60,560 \pm .150	1,203	1,99 \pm .16	65—71	68,00 \pm .198	1,400	2,06 \pm .21
B	21—25	23,046 \pm .102	0,884	3,84 \pm .31	23—26 $\frac{1}{2}$	24,89 \pm .122	0,866	3,48 \pm .35
C	112—131	121,720 \pm .565	4,896	4,02 \pm .33	116—133	124,42 \pm .624	4,410	3,54 \pm .35
		$M_c = 3,28 \pm .16$				$M_c = 3,03 \pm .18$		
a	176—209	193,334 \pm .958	8,127	4,24 \pm .34	145—189	166,596 \pm 1,433	9,822	5,96 \pm .61
b	37—50	42,480 \pm .287	2,489	5,86 \pm .48	29—40	33,40 \pm .345	2,441	7,31 \pm .73
c	67—82	75,973 \pm .327	2,829	3,72 \pm .30	74—92	82,58 \pm .600	4,243	5,14 \pm .51
d	40—53	46,960 \pm .344	2,977	6,34 \pm .52	44—62	53,98 \pm .503	3,559	6,59 \pm .66
f	22—32	26,827 \pm .274	2,377	8,86 \pm .72	32—50	40,66 \pm .481	3,404	8,37 \pm .84
		$M_c = 5,80 \pm .22$				$M_c = 6,67 \pm .31$		

Alle diese Ergebnisse gestatten mir folgende These aufzustellen: je taxonomisch größer eine Gruppe, für welche ein bestimmtes Größenverhältnis charakteristisch ist, desto geringer dessen Variabilität — je kleiner die durch einen bestimmten Index charakterisierbare Gruppe, umso größer seine Variabilität.

Genau dasselbe läßt sich konstatieren bei Vergleich der Variabilität der Gattungs- und Artmerkmale der beiden anderen großen Collembolen-gruppen: bei den Vertretern der *Poduromorpha* und *Symphyleona*. Da wir die erstere erst später genauer zu behandeln gedenken, so wollen wir an dieser Stelle bloß der am höchsten spezialisierten Gruppe — *Symphyleona* — unsere Aufmerksamkeit zuwenden, aus welcher wir und zwar in größter Weise nur zwei Arten untersucht haben — *Sminthurus* (*Allaena*) *fuscus* (L.) und *Diegyrtoma* (*Ptinothrix*) *atra* (L.), zudem von jeder Art bloß je 25 Exemplare. Die Einteilung ihrer spezifischen Eigenschaften in Gattungs- und Artmerkmale geschah dabei, natürlich, nicht auf Grund eigener Messungen, da von jeder Gattung bloß eine Art untersucht werden konnte, sondern auf Grund literarischer Angaben. Die so erhaltenen Resultate sind in der nachfolgenden Tabelle (s. S. 155 unten) gegeben.

Wenn wir auch hier die Differenzen zwischen den mittleren Variationskoeffizienten der Gattungs- und Artmerkmale und deren mittleren Fehler berechnen, so erhalten wir folgende Zahlen:

Sminthurus fuscus . . 2,54 \pm .56 *Diegyrtoma atra* . . 2,45 \pm .62,
woraus zu erschen ist, daß diese Differenz ihren mittleren Fehler um 4—4 $\frac{1}{2}$ mal übersteigt.

toma.

<i>cinerea</i> (Nic.)				<i>quadrioculata</i> Tallb.			
lim.	M	σ	C	lim.	M	σ	C
57—64	61,20 \pm .264	1,865	3,05 \pm .30	60—65	61,72 \pm .230	1,150	1,86 \pm .26
23 $\frac{1}{2}$ —27 $\frac{1}{2}$	25,07 \pm .143	1,010	4,03 \pm .40	22—26	24,58 \pm .185	0,924	3,76 \pm .53
105—117	109,10 \pm .312	2,211	2,03 \pm .20				
	$M_e = 3,04 \pm .18$				$M_e = 2,81 \pm .30$		
108—130	118,61 \pm .835	5,652	4,77 \pm .50	74—96	87,375 \pm 1,093	5,355	6,13 \pm .88
40—50	44,60 \pm .375	2,653	5,95 \pm .59	27—37	30,76 \pm .540	2,702	8,78 \pm 1,24
33—41	37,74 \pm .235	1,659	4,40 \pm .44	27—33	29,16 \pm .338	1,690	5,80 \pm .82
55—71	62,82 \pm .673	4,761	7,58 \pm .76	80—105	92,16 \pm 1,249	6,246	6,78 \pm .96
26—34	29,80 \pm .303	2,145	7,20 \pm .72	55—80	67,68 \pm 1,315	6,576	9,72 \pm 1,37
	$M_e = 5,98 \pm .27$				$M_e = 7,44 \pm .48$		

Indem wir nun zu der zweiten Frage übergehen, über die Unterschiede in der Variabilität zwischen den einzelnen Arten untereinander in Abhängigkeit von deren Verbreitungsgebieten und der Zusammensetzung der Gattung, welcher sie angehören, wollen wir uns vorerst die Frage vorlegen, ob sich der Charakter unserer Indices nicht möglicherweise verändere, je nachdem ob jede Form einem oder mehreren Fundorten entstammt.

Sämtliche oben aufgezählte Formen, mit Ausnahme von *Tomocerus vulgaris*, entstammen jede einem einzigen Fundort. Was nun diese Art betrifft, so gelang es mir in Peterhof bloß 20 erwachsene Exemplare derselben zu sammeln (zu dieser Zeit wurden schon beinahe ausschließlich Jugendformen angetroffen) und außerdem hatte ich auch Gelegenheit 30 Exemplare aus anderen Ortschaften zu messen (10 aus dem Witbskschen, 10 aus dem Orlowschen und 10 aus dem Charkowschen

	<i>Sminthurus fuscus</i> (L.)					<i>Diecyrtoma atra</i> (L.)			
	lim.	M	σ	C		lim.	M	σ	C
B	42—47	44,20 \pm .325	1,575	3,56 \pm .50	49—55	52,20 \pm .362	1,811	3,47 \pm .49	
D	59—65	62,44 \pm .340	1,699	2,72 \pm .39	44—52	48,68 \pm .361	1,805	3,71 \pm .52	
		$M_e = 3,14 \pm .32$				$M_e = 3,59 \pm .36$			
b	47—59	53,20 \pm .641	3,206	6,03 \pm .85	74—89	82,04 \pm .844	4,219	5,14 \pm .73	
d	89—110	102,12 \pm 1,053	5,265	5,16 \pm .73	45—57	50,08 \pm .542	2,712	5,42 \pm .77	
e	30—38	34,72 \pm .406	2,030	5,85 \pm .83	26—35	31,12 \pm .471	2,355	7,57 \pm 1,07	
		$M_e = 5,68 \pm .46$				$M_e = 6,04 \pm .50$			

Gouvernement). Anderseits, außer diesen 75 Exemplaren von *Isotoma viridis* aus Peterhof, auf welche sich die obenangeführten Angaben beziehen, wurden von mir je 10 Exemplare dieser Art vom Murman und aus dem Nowgorod-Gouvernement Messungen unterzogen. Aubei führen wir die Schwankungen der Indices für jede einzelne dieser Arten an, sowohl für die Peterhofer Exemplare als auch für diejenigen aus anderen Fundorten.

	<i>Tomocerus vulgaris</i>		<i>Isotoma viridis</i>	
	aus Peterhof	aus anderen Ortschaften	aus Peterhof	aus anderen Ortschaften
A	58—68	60—69	58—64	59—65
B	20—24 $\frac{1}{2}$	20 $\frac{1}{2}$ —24 $\frac{1}{2}$	21—25	22—25
C	136—157	136—158	112—131	110—125
a	—	—	176—209	167—215
b	47—58	47—59	37—50	38—47
c	73—86	71—87	67—82	66—82
d	56—69	55—69	40—53	39—50
e	17 $\frac{1}{2}$ —23	18—25	—	—
f	—	—	22—32	23—32

Somit scheint dieser Umstand keine Bedeutung zu haben, und der Standard einer jeden Art, wenn man sich so ausdrücken darf, kann sowohl nach den Sammlungen aus einem Orte, wie auch nach den Sammlungen, welche aus mehreren Orten stammen, berechnet werden. Infolgedessen wurden sämtliche weiter zu erwähnende Formen eine jede nur aus einem Orte zur Untersuchung gewählt.

Dank der weiten Verbreitung der meisten Collembolen ist es keineswegs leicht aus ihnen drei Formen so herauszugreifen, daß zwei von ihnen einer großen Gattung angehörend sich voneinander dadurch unterscheiden, daß die eine ein weites, die andere ein geringes Verbreitungsgebiet einnimmt, die dritte endlich als Vertreter einer kleinen, monotypischen Gattung gelten könnte. Schließlich entschloß ich mich für folgende Vertreter der niederen Collembolengruppe — der *Poduromorpha*. Aus der großen und an Arten reichen Gattung *Hypogastrura* Bourl. CB. (= *Achorutes* Templ. Tullb.) wurden zwei Arten gewählt: *H. viatica* (Tullb.), welche zu den Kosmopoliten gehört, und *H. schuppli* Haller (= *Achorutes phuvialis* Vogler), welche bloß in der Schweiz vorkommt¹⁾. Gleichzeitig wurde auch ein Vertreter der monotypischen Gattung *Podura* (welche am nächsten zu der Gattung *Hypogastrura* steht) — die

allgemein bekannte *Podura aquatica* L. untersucht, welche ebenfalls eine weite Verbreitung besitzt. Als Repräsentanten einer zweiten großen Gattung wurden zwei Arten von Gattung *Onychiurus* Gerv. CB (= *Lipura* Burm.) *Aphorura* Mac G.) — die kosmopolitische *O. armatus* (Tullb.) und die ebenfalls nur aus der Schweiz bekannte *O. alborufescens* Vogler¹⁾ herausgegriffen. Als die den genannten Arten am nächsten stehende monotypische Gattung wählte ich *Tetrodontophora* Reut., wobei der einzige Vertreter derselben *T. gigas* Reut. ein verhältnismäßig geringes Verbreitungsgebiet einnimmt, nämlich die Alpen, das Riesengebirge, die Karpathen und Polen umfassend (aus letzterem Lande stammt auch mein Material).

An Vertretern aller dieser Arten wurden dieselben Messungen vorgenommen und die Resultate derselben werden anbei in den folgenden zwei Tabellen (S. 158) angeführt.

Aus diesen Tabellen folgt somit, daß der mittlere Variationskoeffizient bei der kosmopolitischen Art der *Hypogastrura viatica* gleich $7,21 + .29$ ist, hingegen bei der Form mit sehr geringem Verbreitungsgebiet — *Hypogastrura schuppli* — gleich $6,65 + .27$. Die Differenz zwischen beiden ist $0,56 + .40$, d. h. sie übersteigt ihren Fehler nicht einmal um anderthalbmal, aus welchem Grunde derselben auch keine große Bedeutung zugeschrieben werden kann. Wenn wir uns jetzt den Vertretern der Gattung *Onychiurus* zuwenden, so gewinnen wir hier den Eindruck, als ob die ein größeres Verbreitungsgebiet einnehmende Art *O. armatus*, sich als die weniger variierende ausweist: ihr mittlerer Variationskoeffizient erweist sich als $6,02 + .32$ gleich, während er bei *O. alborufescens*, einer Form mit äußerst geringem Verbreitungsgebiet, gleich $6,51 + .36$ ist. Jedoch ist hier die Differenz zwischen diesen Größen gleich $0,49 + .58$, d. h. sie ist sogar etwas kleiner als ihr mittlerer Fehler und folglich ist dieser Unterschied nur ein scheinbarer. Diese Ergebnisse führen zu dem Schluß, daß eine stärkere oder schwächere Variabilitätsfähigkeit einer Art in keiner Beziehung dazu steht, ob diese Art sich eines großen oder geringen Verbreitungsgebietes erfreut, d. h. diese These Darwins konnten wir an der Hand unseres Untersuchungsmaterials nicht bestätigen.

Dasselbe muß auch gesagt werden in bezug auf das Abhängigkeitsverhältnis zwischen der Variabilität einer Art und dem Volumen der

¹⁾ Diese zwei seltenen Formen wurden dem Zoologischen Museum der Akademie der Wissenschaften von Vogler selbst zugeschickt.

Gattung (im Sinne von Reichtum an Arten, zu welcher dieselbe gehört. Die mittleren Variationskoeffizienten bei Arten einer großen Gattung *Hypogastrura* entsprechen, wie wir eben gezeigt haben, den Größen $7.21 \pm .29$ und $6.65 \pm .27$, während dasselbe bei Vertretern der monotypischen Gattung *Podura* (*P. aquatica*) gleich $6.09 \pm .29$ ist. Wenn wir uns auf diejenigen Größenverhältnisse beschränken wollen, welche beiden Gattungen gemein sind, d. h. die Indices b, g und f einfach unberücksichtigt lassen, so erhalten wir folgende entsprechende Zahlen, für *Hypogastrura* $6.06 \pm .28$ und $5.19 \pm .24$, für *Podura* $4.81 \pm .24$. In beiden Fällen hat die geringe Differenz zwischen ihnen keine reale Bedeutung: so ist die Differenz der mittleren Variationskoeffizienten zwischen der schwach verbreiteten *Hypogastrura schuppli* und der weit verbreiteten *Podura aquatica*, welche einer monotypischen Gattung angehört, gleich $0.56 \pm .40$ (oder $0.38 \pm .34$), d. h. nicht größer als ihr mittlerer Fehler. Wenn wir uns den Arten der Gattung *Onychiurus* und einem Vertreter der monotypischen und zudem schwach verbreiteten Gattung *Tetrodontophora* zuwenden, so erhalten wir für deren mittlere Variationskoeffizienten folgende Größen: $6.02 \pm .32$ und $6.51 \pm .36$ für die beiden Arten von *Onychiurus* und $7.22 \pm .30$ für *Tetrodontophora gigas* (oder $4.27 \pm .24$ und $4.55 \pm .27$ für *Onychiurus* und $4.93 \pm .27$ für *Tetrodontophora*, wenn man nur die den beiden Gattungen gemeinsamen Größenverhältnisse in Betracht nimmt). In diesem Falle täuscht die monotypische und zudem schwach verbreitete Gattung *Tetrodontophora* auf den ersten Blick eine größere Variabilität vor, doch erweist sich dieser Unterschied bei genauer Untersuchung jeglicher realer Basis entbehrend, da die Differenz der mittleren Variationskoeffizienten zwischen ihr und *Onychiurus alborufescens* gleich $0.71 \pm .47$ (oder $0.38 \pm .38$), d. h. wiederum nur wenig (wenn überhaupt) ihren mittleren Fehler übersteigt.

Also, soweit uns unsere Untersuchungen ein Urteil gestatten, kommen wir zu dem Schlusse, daß ein weites Verbreitungsgebiet einer Art oder die Zugehörigkeit einer Art zu einer großen Gattung keineswegs eine größere Variabilität ihrer Vertreter nach sich zieht im Vergleich zu den Vertretern derjenigen Arten, welche ein geringes Verbreitungsgebiet besitzen oder einer kleinen Gattung angehören. Wenn in Wirklichkeit zwischen dergleichen Arten eine Differenz im Sinne von größerem oder geringerem Reichtum derselben an Varietäten existiert, so kann dieser Umstand keinesfalls als eine Folge des Unterschieds im Grade der individuellen

Variabilität der betreffenden Arten angesehen werden. Somit findet unsere zweite Frage eine ganz andere Lösung als die erste — über die verschiedene Variabilität der Art- und Gattungsmerkmale. Es muß noch hinzugefügt werden, daß auch bei den von uns untersuchten Poduromorphen eine ebenso scharf ausgeprägte Differenz zwischen der Variabilität der Gattungs- und Artverhältnisse existiert, wie auch bei den oben schon besprochenen Vertretern der anderen Gruppen. Wenn wir auf Grund der Angaben, welche in unseren zwei letzten Tabellen angeführt sind, die mittleren Variationskoeffizienten der Gattungs- und Artindices für die Vertreter der Gattungen *Hypogastrura* und *Onychiurus* berechnen, so erhalten wir folgende Größen:

M_c	<i>Hypogastrura</i>		<i>Onychiurus</i>	
	<i>viatica</i>	<i>schuppli</i>	<i>armatus</i>	<i>alborufescens</i>
Gattungsverhältnisse	2,83 ± .16	2,88 ± .17	3,23 ± .20	3,01 ± .18
Artverhältnisse	9,83 ± .45	8,91 ± .41	10,22 ± .75	11,75 ± .85
Differenz zwischen denselben	7,00 ± .48	6,03 ± .44	6,99 ± .78	8,74 ± .87

Somit ist diese Differenz in der Gattung *Onychiurus* 9—10mal größer als ihr Fehler, in der Gattung *Hypogastrura* sogar 14mal.

Bei den Vertretern monotypischer Gattungen ist es natürlich schwer, mit Sicherheit ein bestimmtes Merkmal als Gattungs- resp. als Artmerkmal anzusehen, jedoch wenn trotzdem auch hier eine ähnliche Einteilung sämtlicher Indices in diese zwei Gruppen nach Analogie der Vertreter naheverwandter Gattungen vorgenommen werden soll, so erhalten wir für diese Formen folgende Größen:

	M_c Gattungs- Verhältnisse	M_c Art- Verhältnisse	Differenz zwischen denselben
<i>Podura aquatica</i>	2,13 ± .13	9,07 ± .49	6,94 ± .51
<i>Tetrodontophora gigas</i>	3,77 ± .23	9,81 ± .49	6,04 ± .54

d. h. auch hier wieder ist die Differenz bei der ersten Art 14mal, bei der zweiten 11mal so groß, als ihre betreffenden Fehler.

Die von uns erhaltenen Resultate sind nicht nur für die Variabilitätslehre von gewissem Interesse, sondern auch für die Systematik

der Collembolen. Die alten Systeme dieser Ordnung, diejenigen von Lubbock (1873), Tullberg (1872) und Schäffer (1896), stützen sich bei Aufstellung der Hauptgruppen, sowie der einzelnen Arten auf verhältnismäßig einfache und klare Merkmale. Mit der Zunahme der Anzahl neuer Formen und einer mehr detaillierten Ausarbeitung des Systems der Collembolen, hauptsächlich durch die Arbeiten Börners (1901, 1906, 1913), wie auch Linnaniemi (1912) und vieler anderer, traten andere und zudem geringere Eigentümlichkeiten in dem Körperbau in den Vordergrund, so z. B. das Antennalorgan III, die abdominalen Bothriotrichen, das Trochanteralorgan usw. Obwohl wir den Wert solcher Gebilde bei rascher Diagnose einer Art oder Gattung gewiß nicht verkennen wollen, können wir doch nicht umhin zu behaupten, daß ähnliche Merkmale dem ganzen System den Stempel des Gekünstelten aufdrücken, zumal deren biologische Bedeutung in den meisten Fällen nur äußerst gering ist. Wie gefährlich es ist, ein System aufzubauen auf Grund solcher zufälliger Merkmale, lehrt uns die Geschichte einer der gemeinsten Arten *Isotoma palustris* (Müll.). Im Jahre 1901 hielt Börner dieselbe als am nächsten stehende zu *Isotoma viridis* Bourl. Schött, welche letztere als typisch für die Gattung und Untergattung *Isotoma* gilt; im Jahre 1903 hält Börner es für notwendig auf Grund des Baues der abdominalen Bothriotrichen (setae sensuales), diese Form in eine besondere Gattung, *Isotomurus*, zu erheben, welche im Jahre 1906 von ihm sogar aus der Unterfamilie *Isotominae* in die Unterfamilie *Entomobryinae* herübergenommen und eine neue Gruppe — *tribus Isotomurini* — geschaffen wurde, um im Jahre 1913, gestützt auf das Fehlen des Trochanteralorgans, wieder in die Unterfamilie *Isotominae* zurückversetzt (jetzt schon in engerem Sinne) und den typischen Isotomen angereiht zu werden.

Mir persönlich will es nun scheinen, daß bei Gruppierung der Arten in Untergattungen, Gattungen oder Unterfamilien es bedeutend rationeller sein dürfte, anstatt zu solchen künstlichen Merkmalen zu greifen, sich der Größenverhältnisse der einzelnen Körperteile zu bedienen, welche wir bei unseren Untersuchungen benutzt haben und welche leicht erhalten werden können schon auf Grund der Messungen von 20—30 Exemplaren für eine jede Art. In einem einzelnen Falle läßt sich z. B. die Einteilung der vielfachen Arten von *Isotoma* in Untergattungen bedeutend besser und natürlicher durchführen auf Grund des Größenverhältnisses zwischen der Furcalänge und der Abdomenlänge (70—80% bei den einen, 30—40% bei den anderen Arten usw.), sowie auf Grund der Schwankungen in den Größenverhältnissen zwischen den

3 und 4 Abdominaltergiten (gegen 120, gegen 110, gegen 100 usw.) und dergl., als auf Grund des feineren Baues des vierten Antennalgliedes, des Antennalorgans III, der Bothriotrichen und dergl. Was nun die charakteristischen Eigentümlichkeiten einer jeden einzelnen Art betrifft, so können die Mittelwerte unserer Indices a, b, c, d, f und eine Reihe ihnen ähnlicher — wenn man nur die dazu notwendige nicht große Anzahl von Messungen vorzunehmen sich nicht scheut — mit gutem Gewissen als Charakteristika bei Bestimmungen gebraucht werden.

Die Vorzüge eines Systems, welches auf solichem Grunde aufgebaut ist, liegen meiner Meinung nach auf der Hand. Wahrhaftig, was macht, für ein geübtes Auge natürlich, diese oder jene Form zu einer *Tomocerus* einer *Sminthurus*, einer *Onychiurus* usw.? Gewiß nicht diese oder jene speziellen Merkmale, welche in den Bestimmungstabellen aufgezählt werden, sondern vielmehr gewisse Proportionen ihres Körpers, wie z. B. das Verhältnis von Kopf zu Rumpf, das Verhältnis der Abdomenlänge zu letzterem und dergl. Gerade mit solchen Merkmalen hat es nun aber die Variationsstatistik zu tun! Ein System, das auf solchen Merkmalen aufgebaut ist, wird schon deshalb bedeutend besser und natürlicher erscheinen als die modernen, völlig künstlichen Systeme, welche zum großen Teil auf dem Bau einzelner, wenn auch zuweilen bequem zu handhabender Organe, wie das Antennal- oder Trochanteralorgan, begründet sind, auf Organen, deren morphologische und biologische Bedeutung vernichtend klein ist. Aus diesen Gründen dürfte ein Umbau des Systems auf Grund der von mir vorgeschlagenen Angaben — natürlich nur da, wo das bequem und möglich ist — meines Erachtens nach, einen Schritt vorwärts in dieser Richtung bedeuten.

The sex ratio and oogenesis of *Pseudococcus citri*.

By **Franz Schrader**, Bryn Mawr College, Bryn Mawr, Pa., U. S. A

(Plate 2—5.)

(Eingegangen September 11, 1922.)

Data On The Sexes.

Our knowledge of sex determination in coccids is extremely limited. In view of the fact that the life history of only a few members of this large family has been worked out thoroughly, and that in most cases observations are made only with difficulty, such a lack of information is of course not surprising. The present work, which was begun several years ago, has been confined to the common mealy bugs of the genus *Pseudococcus*. Although my primary aim was to throw some light on sex conditions, it often became necessary to make observations on the habits and behavior of the species investigated.

My attention was drawn to these coccids by the apparent scarcity of males in *Pseudococcus citri*. In random counts made on adults and individuals of the last-instars, only 16 out of 245 were classified as males, a percentage of less than 7%. I suspected that some irregularity in the sex determination, possibly a facultative parthenogenesis giving rise to females, exists in these insects. Both in conversation and correspondence with several coccidologists, this suspicion was strengthened, for I found that they too had observed a rarity of males in these species and believed parthenogenesis to be a possible cause of the abnormal sex ratio. In recent publications on the subject, similar views are often expressed. PIERANTONI (1910) remarks that males are more or less rare in *Pseudococcus citri*; EMEIS (1915) states that eggs of the same species probably develop parthenogenetically; and MAC GILLIVRAY (1921) says that "of the eggs deposited only a small number

produce males". SHINJI (1919), on the other hand, assumes that fertilization occurs: but seemingly he has not considered any other possibility, for, speaking of a large central nucleus in the egg, he states somewhat naively: "Since this large nucleus divides it must be the first cleavage nucleus. It follows therefore, that the union of the male and female pronuclei must have occurred during the passage of the egg pronucleus to the center of the egg after the formation of the last polar body."

The belief that parthenogenesis occurs is strengthened by the fact that the early stages of development take place in the body of the mother, and that very commonly many embryos have simultaneously reached an advanced stage in the formation of the germ band when the eggs are extruded. Although this condition might be considered as good evidence for parthenogenesis in other insects, the morphology of the reproductive organs makes it clear that fertilization of all the eggs may very easily occur in *Pseudococcus*. The ovary comprises two ducts which unite distally. Directly attached to each duct at short intervals are the ova, each with a certain number of nurse cells (EMEIS, 1915). In females of the later instars, sperms are found throughout the entire length of the duct, making it possible for each egg to be fertilized in situ as maturity is reached. Development may thus begin without necessitating passage of the egg down the oviduct past the spermatheca, as is the case in nearly all other insects where fertilization occurs.

It was evident that a careful investigation was necessary. The most natural method of settling the question of parthenogenesis was by breeding experiments. The point to be established first of all was whether virgin females give rise to offspring. The breeding experiments, simple though they were in their conception, presented various difficulties. To obtain unfertilized females, larvae just hatched from eggs were isolated on plants which had previously been treated with insecticide and washed. Such larvae had to be picked at random, for at the early stage indicated, there were found no external indications of a sex differentiation. Isolation was accomplished by keeping the host plant under a lamp chimney covered with silk bolting cloth (180 meshes per inch). The latter precaution was necessary because larvae of the first instar are surprisingly active. As I soon found, they often make their way through ordinary gauze which of course opens the way to contamination from the outside. Although the use of fine bolting

cloth eliminates this factor, the same activity of young larvae is annoying in another way. This arises from the fact that the isolated larvae nearly always leave the host plant in their travels, becoming lost and dying in the earth or on the sides of the chimney.

Of 54 larvae isolated in March, 1920, at Washington, D. C., only six were raised to maturity. Three of these, isolated on March 1, 4, and 11 respectively, proved to be females and were kept until August 2, June 3, and August 3 of the same year respectively. At the time when the experiments were terminated, none of the three females had laid any eggs, although the youngest was then at least 3 months old. Four control females, which had been left exposed to permit fertilization by males from naturally infected plants in the same greenhouse, all laid eggs which developed and hatched. In all four cases the egg laying began before the expiration of 40 days.

More recently I found that by using *Bryophyllum* as a host plant and placing the pot in water so that the base of the plant is submerged, the isolated larvae are much less apt to leave the plant, although even then a certain percentage is lost through drowning. From February 27 to March 4, 1922, a number of larvae were thus isolated at Bryn Mawr, Pa. Of these, eight were raised to maturity, five of which proved to be females. As in the previous experiments, all five failed to lay eggs, the test being terminated on May 29. Six control females, exposed as before, laid eggs before the expiration of 46 days, and these again developed and hatched in normal manner.

To sum up, eight virgin females were raised to maturity, and not a single one of them showed any indications of parthenogenesis. Dissection of five of these revealed varying degrees of fatty degeneration throughout the body. The two oldest specimen, approximately five months old, had very degenerate ovaries. The ova, few in number, were smaller than normal eggs after the growth stage and showed nuclear disintegration. In spite of the fatty degeneration, the bodies of these two specimen were shriveled, and evidently both were near the point of death.

In younger virgin females, degeneration had not progressed so far. In case of two of the unfertilized females of the 1922 experiment, the chimney was removed from the plant at the expiration of the period mentioned above. Both commenced laying five days after this exposure, and normal larvae were hatched from the eggs. This indicates that

the prevention of the access of males had been the determining factor in the failure to produce offspring previously.

Although the evidence thus indicates plainly that unfertilized females do not give rise to offspring, the preponderance of females in random counts still remains to be explained. In this connection, the isolation experiments just mentioned are suggestive in the following way: Of the isolated larvae, fourteen in all were raised to maturity, and of these eight were females. The other six were normal males. As I have mentioned, sex could not be determined in the larvae at the time of isolation, and they represent a random choice. Therefore, in this case at least, the sex ratio is by no means as abnormal as in the counts made on free living individuals.

These numbers are of course too small to admit of any definite conclusions. At the same time it was recognized that random counts made on free living mealy bugs were not much more reliable as regards the true sex ratio. Accordingly it was decided to investigate conditions of fertilization and sex ratios on mealy bugs under control.

That copulation occurs is beyond doubt, for it is not at all rare to observe it when the insects are watched under natural conditions. To bring it about in insects in captivity is more difficult and in only two cases was it accomplished. Normally, the female apparently continues to feed during copulation. It is this trait which seems to be mainly responsible for failure to mate in captivity, for it is almost impossible to transfer a feeding female with a leaf or stem to a vial without disturbing her. Moreover males in captivity seldom react normally, but concentrate their efforts on trying to escape. But, as mentioned above, mating occurred twice in captivity; the pairs remaining in copula for 37 and 50 minutes respectively. In each case the female was apparently feeding during copulation. Aside from these observations, the presence of sperms in the oviducts furnishes good evidence that copulation occurs.

In the light of this evidence it was assumed that all females which give rise to offspring have been fertilized. In isolating such females, individuals were selected which were just beginning to form the woolly sac that signalizes the laying of the first eggs. In the first breeding attempts, *Coleus* plants were used and no precaution taken to prevent escape of the active young larvae to the earth of the pot or sides of the chimney; in later attempts, *Bryophyllum* plants with submerged bases were utilized with much more success. Eggs

were laid by each female during a period of about three weeks. After the first individuals of each brood had reached the stage where sex could be distinguished, the total number of larvae was established as closely as possible. Then, at intervals of a few days, the males that could be recognized as such, were counted and removed. This gave the total number of males in the brood when all its members had reached maturity, while corresponding counts established the number of larvae lost in the course of the experiment. Despite every precaution, such losses could not be eliminated entirely.

Date of isolation of Mother	No. of Females	No. of Males	Loss approx. %
July 19, 1919	9	4	40
March 14, 1920	21	19	30
November 20, 1921	17	21	15
January 9, 1922	2	1	0
January 9, 1922	27	36	15
January 9, 1922	66	44	15
Total	142	125	

It will be seen that the sex ratio indicated by the total count is by no means an abnormal one, and if encountered in random counts of that size, would hardly give rise to the suspicion that parthenogenesis may occur. How then is this difference between random counts and counts made on broods under control to be explained?

Primarily the reason for this variation in the two counts lies in the difference of the duration of life between adults of the two sexes. The mature female, as was discovered in the course of the various breeding experiments, live for a period of three months or more: in the adult males on the other hand, the period of life is a question of days. Thus four mature males, kept under observation, lived from three to six days. A second reason is to be found in the fact that except in the last two instars, the males closely resemble the females in appearance and in random counts many of them are no doubt counted as females. Even in the last two instars, the diminutive size of the male and its habit of hiding in various corners and interstices of the host plant, must often enable it to escape notice. This is especially true in *Pseudococcus citri*, where the pupal male often neglects to spin the wooly

cocoon which is so characteristic of other species and instead hides away in such places as the old egg sacs left behind by the females. As many as twentyfour males have been found in such a location.

All these sources of error were eliminated in the breeding experiments and the much larger proportion of males is thereby explained. I feel safe in concluding that at least in the species under consideration, random counts do not give the true sex ratio, and that the sexes are present in approximately equal numbers.

The preceding data were obtained from *Pseudococcus citri*, chosen for that purpose because of the greater ease with which it is procured and reared. In the cytological work which follows, another species, *Pseudococcus maritimus*, was found to agree with *Pseudococcus citri* in all essential points; and at several stages it furnishes more favorable material from the technical viewpoint. However, since the breeding experiments had been made entirely with *Pseudococcus citri*, it was thought best to present all of the cytological evidence from the same species.

CARNOY's and KAHLE's fluids were employed for fixation of all the stages concerned. It may be remarked that in the stages up to and including the first two divisions of the polar nucleus, the cytological evidence was not considered unless every section of the egg under examination was available for study.

Maturation and Fertilization.

The problem was attacked from the standpoint of cytology as well as by breeding experiments. The maturation stages were worked out very carefully, the work having been begun on the hypothesis that parthenogenetic development may occur. In view of the phenomena observed in the spermatogenesis of *Pseudococcus* (SCHRADER, 1921 and 1922) as well as in consideration of the object with which the investigation was begun, a short account of the maturation is in order.

Ten chromosomes are present in the oogonia. At the close of the growth period five tetrads are found. These, primarily very large in size and typically in the form of crosses (Fig. 1), then undergo a period of condensation (Fig. 2 and 3), and are finally identical in size and shape. The whole maturation takes place in a peripheral area of protoplasm, situated midway between the anterior and posterior ends of the egg.

The first maturation division takes place parallel to the periphery and results in two groups of five dyads each (Fig. 4). It is a peculiar feature that the two unit components of each dyad are seemingly only loosely connected, and after the early telophase in which each dyad lies separately in a clear area (Fig. 5), these units often are situated some distance apart. In every case at this stage, a dark disc-like structure is found between the two groups of dyads. The formation of this is begun already in the anaphase, and I regard it as a spindle rest (Fig. 6).

One of the chromosome groups undergoes a second division almost immediately, the separated units apparently coming together again preceding this division. The dyads of the other group remain huddled together in no regular order and no trace of spindle fibres is visible (Fig. 7a). In the telophase of the second division there is again a dark disc which I have already interpreted as a spindle rest. The daughter groups resulting from this division evidently consist of unit elements and five of these are found in each group. Already in the early telophase, a nuclear wall is formed around one group, whereas in the sister group no such wall is at first visible (Fig. 8a). However, slightly later it too forms such a wall, and in both groups the chromosomes rapidly become diffuse (Fig. 9a).

Of these two nuclei, one now leaves the periphery of the egg and advances toward the center where it meets the sperm nucleus. The earliest appearance of the sperm in the egg is during the telophase of the first maturation division, at which time it still shows the long spiral form that is characteristic of sperms found in the ducts of the ovary. The sperm head however rapidly loses its outline, swells, and becomes spherical (Fig. 7b, 8b and 9b). The two pronuclei, when coming together, are frequently of unequal size (Fig. 10b). As if to correspond to this inequality, there is in some cases a slight difference in the time at which the chromosomes of the fusion nucleus are condensed again prior to the first cleavage division. Thus in Fig. 11, five of the ten chromosomes in the first cleavage nucleus are already slightly more condensed than the other five, and the two groups retain a certain individuality. Possibly it is the eggs which show this feature which later give rise to males, for, as I have pointed out in previous papers, the spermatogenesis is characterized by the fact that five of the ten chromosomes are evolved in advance of the other five. In the present work, however, this point was not definitely settled.

As already intimated, union of the pronuclei restores the diploid number. The first cleavage, as well as succeeding divisions in the egg, are perfectly normal and ten chromosomes are distributed to each pole at every division.

Polyspermy does not seem to be of common occurrence, for in only two out of more than sixty cases was an extra sperm nucleus observed in the egg. In both cases five chromosomes had been evolved, but the presence of several normal cleavage nuclei indicated that a union of pronuclei had taken place some time previously. Since no traces of supernumerary sperms were found in later stages, I assume that such nuclei do not take any part in the further development.

The Polar Bodies.

At the time when the female pronucleus goes to the center of the egg, two polar bodies are left at the periphery. The first polar body, which remained inactive after the first maturation division, still retains the huddled and irregular arrangement of its five dyads. In some cases however, the components of each dyad remain closely together, whereas in others even this collocation is lost. In the succeeding phase, the unit elements of all five dyads become scattered, and a nuclear wall is formed around them (Fig. 10a). Finally the chromosomal elements become diffuse and the nucleus enters the resting condition. It is barely possible that the first polar body may actually divide on occasion, but this must be an exceptional condition for only one very doubtful case was encountered. From the preceding account it will be seen that in normal cases there are now two polar bodies at the periphery; the chromatin elements or chromosomes of the first polar body are ten in number, while the second contains five.

Even before the first polar body has entered the resting condition, it, as well as the second polar body, begins to expand. Separated from each other up to this time, the two simultaneously begin to approach until they come in contact (Fig. 12). In the following stage only one nucleus is present, which is distinctly larger than either of the bodies just mentioned and is without doubt the result of their fusion. This nucleus, which may be called the polar nucleus, now undergoes the usual phases in the formation of chromosomes (Fig. 13). As might be expected, the number of chromosomes evolved is fifteen (Fig. 14 and 15). The division following their arrangement in the metaphase plate, seems to be normal in every way, and fifteen chro-

mosomes go to each pole. The two daughter groups of chromosomes are situated in two distinct protoplasmic areas, but although the mitotic spindle of the division figure is sometimes at an angle with the edge of the egg, both areas are finally found at the periphery (Fig. 16 and 17). Eleven clear figures of this first division of the polar nucleus show that the process is always a normal one so far as the cytological evidence is concerned. Similarly, the indications are that each group of fifteen chromosomes resulting from it sometimes undergoes a second normal division, so that four such groups are then found at the periphery.

It is during these first divisions of the polar nucleus, that the cleavage cells begin to approach the periphery, where, up to this time only the polar bodies or their derivatives have been located. In the cleavage cells, division occurs much more rapidly than in the polar nucleus; so that after the completion of the first division of the polar nucleus there may be as many as twentyfour cells in the interior of the egg. Each of these has ten chromosomes. Before the initiation of the second division of the polar nucleus, the first of the cleavage cells have reached the periphery. However, even after the migration of the cleavage cells has apparently been completed, some cells are found in the yolk which at that time differ neither in the number of chromosomes nor in any other way from the cells that have reached the edge of the egg. These are the so-called yolk cells.

Although the first one or two divisions of the polar nucleus appear normal, later divisions of the polar nucleus derivatives are subject to irregularities. Apparently nuclear division is then very often or even generally not accompanied by cytoplasmic division, so that the two resulting nuclei may lie side by side in a single protoplasmic area. At the ensuing division, there may be an intermingling of the chromosomes evolved, or else a multiplicity of spindles. Possibly also, cleavage cells nearing the edge may at times fuse with the derivatives. As a consequence, nuclei showing thirty or more chromosomes are typical (Fig. 18). Such irregularities are seen to even better advantage in *Pseudococcus maritimus* (SCHRADER, 1922).

Division in the polar nucleus derivatives proceeds, in spite of the multiple number of chromosomes, until they occupy a considerable area at the periphery of the egg. Separated at first, they gradually form a continuous layer, one cell in thickness. Thus in a sagittal section through the middle of the egg, almost one half of the periphery may be taken up with these cells, the rest of the periphery being covered now

by a single cell layer of the normal blastoderm cells, which have been undergoing rapid division since reaching their position at the edge of the egg.

The two types of cells can be distinguished without any difficulty. The cleavage cells, as well as the blastoderm cells to which they give rise, are less than one half as large as the giant cells which take their origin in the polar nucleus. During the division phases, the blastoderm cells show ten chromosomes without exception, whereas the giant cells typically contain thirty or more chromosomes. In the resting stages, the former are characterized by one or two nucleoli, while the giant cells contain five or even more. Finally, no blastoderm cells seem to be situated among the giant cells, so that when the single cell layer is complete around the periphery of the egg, it comprises two distinct areas, one of blastoderm, and one of giant cells (Fig. 19 and 27). The presence of these giant cells at the blastoderm stage has already been noted (SCHRADER, 1922) in a previous paper; but although the possibility of their derivation from the polar bodies was mentioned, it was at that time regarded as so unlikely that it received very little consideration.

It is of interest to note that such irregularities as occur in the giant cells, occasionally take place at a later period in the yolk cells also. Possibly some of these last named cells may at times join the giant cells, but there is no evidence that such association would be anything but accidental.

Later History of the Giant Cells.

The normal blastoderm cells now begin to encroach on the area occupied by the giant cells, pushing in from all sides. As if actual pressure were exerted on them, the giant cells heap up and, as a consequence, are then found as an irregular mound of cells at the periphery (Fig. 20 and 28). Finally the advancing blastoderm nuclei, continuing their encroachment, push underneath the mass of giant cells, and crowd them entirely away from the periphery. This completes the blastoderm proper, and a single layer of cells, each endowed with ten chromosomes, now invests the periphery. The mass of giant cells, remaining close to their former site, are characterized as before by a multiple number of chromosomes and nucleoli. But although divisions are few, growth does not keep pace with them and as a result the size of the cells becomes comparatively smaller. In the blastoderm

cells growth is more rapid, but on the other hand, divisions are also more frequent. As a consequence the size difference characterizing the earlier stages of the two types of cells, still holds (Fig. 20 and 28).

The Symbionts.

At this point it is necessary to go back to the earlier history of the egg. Apparently the eggs of all Homoptera contain symbiotic organisms or mycetocytes, which are transferred from the body of the mother into the egg during its growth stages. These symbionts have been described for *Pseudococcus* in detail by such workers as PIERANTONI (1910, 1913), BUCHNER (1912, 1922), EMEIS (1915) and SHINJI (1919). In the mature *Pseudococcus* egg they are always located close to the anterior pole or point of attachment of the egg in the ovary; and are contained in a number of spheres of approximately equal size. These spheres may in turn be surrounded by an apparently noncellular membrane, but this condition, contrary to PIERANTONI's report, I find to be less common than a state of loose aggregation. EMEIS believes that only some eggs are thus infected, but in the examination of many hundreds of eggs I have never found one without them. In addition, I can agree with SHINJI, who states that the symbionts are found in the adults of both sexes, but like PIERANTONI I have found them less developed in males than females. In the adult female they exist in characteristic masses in close association with the ovaries. Furthermore, they are always centered around very peculiar cells, the amoeboid processes of which hold them in a radial arrangement—the whole forming the so-called "corpus ovale" of PIERANTONI. At rare intervals there is mitotic division in these cells, and at such times it can be definitely established that they carry a multiple number of chromosomes—probably more than forty or fifty (Fig. 25 and 26). These cells are, however, left behind and not transferred to the eggs with the spheres, an observation also made by PIERANTONI. During the cleavage stage of the egg, the group of symbionts remains close to the anterior pole, but at about the time when the giant cells are replaced at the periphery by the normal blastoderm cells, it sinks a short distance towards the center of the egg.

The mass of giant cells now begins to move toward the anterior pole of the egg. Although remaining well grouped together, this migration is due to amoeboid movement of the individual cells. The path taken by the whole mass may be directly through the egg toward

the anterior pole (Fig. 21) or it may follow the periphery of the egg. In either case, the giant cells encounter the symbionts. What the occasion for this movement is, I am not prepared to say. In a few eggs, the blastoderm cells in the immediate vicinity of the symbionts are elongated in the direction of the symbiotic mass, as though the latter exerted some attraction upon them. This does not suffice in the case of blastoderm cells to separate them from the periphery (Fig. 22), and at best, such attraction if existing, is only temporary. The giant cells, however, push in between the symbiont spheres and surround them, forming a compact cellular mass. This new association is the result of a gradual and rather slow process. Due to this fact, the steps in the formation of this compound cell mass can be followed one by one. Thus during the primary stages only a few giant cells are entering in between the scattered symbionts, the major number still forming a more or less definite group at one side (Fig. 22 und 29). Gradually, more and more of the cells enter into association with the symbionts (Fig. 23), until in the final stages only a few or none at all are free on the outside (Fig. 24 and 37). Only in the earlier phases of this process is division still seen in the giant cells. In later stages, mitotic figures are very rare, but the nucleoli, size, and general structure of the cells are as characteristic as before.

As intimated, some time elapses in the establishment of this association. The giant cells become separated from the periphery as the germ band first begins its growth. This growth takes its origin from a point close to the posterior pole, and is accompanied by a general thinning of the blastoderm cells around the rest of the egg. The latter proceeds until the cellular nature of this envelope of the egg can be made out only with difficulty (Fig. 27 to 32). Very often, there is a migration of some of the yolk cells to the periphery before the giant cells have reached the symbionts, and at times some yolk cells may become temporarily associated with the symbionts. This association is, however, only an accidental and temporary one, and soon these cells find their way to the periphery, so that before the giant cells reach the symbionts in their turn, the latter are once more free from any cellular entanglement.

Pseudococcus thus is one of the seemingly rare cases in which normal polar bodies do not disintegrate soon after formation. Analogous cases are few in number. Neglecting the case of the polyclad *Prostheceraeus* (FRANCOTTE, 1898), they are found only in the Hymenoptera.

PETRUNKEWITSCH (1903), in his much discussed paper on maturation in the bee's egg, described the union of the second polar body with the inner group of the divided first polar body, and claimed that the germ cells were derived from this "Richtungskopulationskörper". It is this last point which has met with much criticism. NACHTSHEIM (1913) confirms PETRUNKEWITSCH in his observations on the fusion of polar bodies, but believes that the derivatives of this polar nucleus, after undergoing a period of irregular division, always degenerate and disintegrate. Although this and similar criticisms have made PETRUNKEWITSCH's interpretation of the origin of germ cells very doubtful, the fact seems nevertheless established that the polar nucleus in the bee's egg is not subject to immediate disappearance. A much clearer case of functional polar bodies, however, is furnished by various members of the Hymenopteron family of Chalcididae. SILVESTRI (1906 and 1908), MARTIN (1914), and more recently PATTERSON (1921) have all described the union of polar bodies in the eggs of various species of these polyembryonic insects, and all agree that it is this polar nucleus which plays an important part in the partition of the mass of cleavage cells into distinct embryonic masses. In view of such cases it is indeed possible that persistence of polar bodies may not be as rare as has hitherto been assumed. The phenomenon might be expected especially in parthenogenetic eggs where the pronucleus itself is certainly not dependent on the sperm in any way. It is true that I have found no evidence of such a development in *Trialeurodes* and *Tetranychus*, both cases of haploid parthenogenesis; but in neither was the fate of the polar bodies a factor in the investigation, once they were formed or given off. It is clear that in any case, CONKLIN's explanation that polar bodies do not develop because of the absence of a sperm can hold neither in parthenogenetic nor polyspermic eggs.

The above account also clears up the peculiar character of the cells associated with the symbiotic spheres in the bodies of embryos and adult females, and explains at once the multiple number of chromosomes always found in such cells. That such cells are found in similar association in other Homoptera is possible, although of course I am not prepared to claim a parallel origin in such other cases. In *Trialeurodes*, a multiple number of chromosomes is certainly to be found there (SCHRADER, 1920); but, as I have indicated, no detailed investigation was there made on that point. BUCHNER (1918) has made a more careful study of the history of the symbionts in the related *Aleurodes*.

and comes to the following suggestive conclusions: In this case the symbionts are not dissociated from the accompanying cells before entering the egg. These cells are however later replaced by other cells derived from the developing embryo, and disappear. BUCHNER is uncertain as to the exact origin of these cells, but is positive that they are not early cleavage cells.

PIERANTONI and SHINJI both observed the association of cells with the symbionts, but differ from each other as well as from my account in these interpretations. PIERANTONI (1910 and 1913) believes that the cells are nothing but early cleavage cells, which become associated with the symbionts accidentally. That PIERANTONI saw cleavage cells among the symbionts, I do not doubt. They can be found there in every egg which shows the cleavage cells migrating to the periphery, and I can agree with him therefore in believing their presence there to be accidental. But certainly this association is not a permanent one, and the cleavage cells involved soon drift between and away from the symbiont spheres toward the periphery. SHINJI (1919) does not mention the cleavage cells in this connection and seems to have been unaware of PIERANTONI's investigations. But as has been said, he also noted the association of cells with the symbionts. His account of the embryology in coccids, which I will consider in this connection, suffers in clarity because of the fact that his drawings are presented with little regard to order or sequence and that the labelling is frequently careless. Moreover his interpretations at times receive but scant support from the figures given, but it is not to be forgotten that he purports to present nothing but a general account of development.

Although my own investigation was primarily not intended to extend beyond the stages already described, SHINJI's interpretations have made it practically a necessity to carry the work to later phases of the embryology. The points in SHINJI's paper touching on the present account are briefly as follows: The germ cells are the first cells to be proliferated after the establishment of the blastoderm stage. They are large clear cells that arise near the point where the germ band begins to form, that is, near the posterior pole. After formation, they migrate through the egg to the anterior pole where the symbionts are located. Some of them come into close association with the latter, penetrating between the spheres and also forming an external envelope around the group of spheres. Not all of the primordial germ cells are thus involved, however, and a certain number is left outside of the

symbiotic mass, remaining nevertheless in close apposition to it. This relative position is maintained until after the revolution of the embryo, when the germ cells lying outside of the symbiotic mass again leave it, and travel to, and settle on the vaginal invagination which arises at this time. Further growth of the invagination then once more carries the germ cells or elementary gonads to the symbiotic mass, and when this is reached, the final and permanent state of apposition is attained.

I think that it is almost certain that what SHINJI calls primary germ cells correspond to the giant cells in my account. The first difference in our respective papers therefore lies in what we believe to be the nature and origin of these cells. He describes them as arising from or close to the place of origin of the germ band, but the giant cells always aggregate approximately midway between the anterior and posterior poles of the egg. This difference is in itself a slight one and may well be due to the fact that SHINJI's work was done on *Pseudococcus medanieli*, while my own was done on *P. citri* and *P. maritimus*. A more important discrepancy, and one which can not be reconciled in this way, arises from SHINJI's considering the cells in question as germ cells. If this is true, then the germ cells of *Pseudococcus* in this stage carry more than ten, i. e., a multiple number of chromosomes. This would be extremely difficult to explain in view of somatic, oogonial, and spermatogonial counts which have been made on larvae and adults, for, in all these stages, there are ten chromosomes in normal cells. It was in an attempt to decide whether SHINJI's account could possibly be homologized with my own that the following investigation was made of the further development of *Pseudococcus*.

As the germ band grows toward the anterior pole, a distinct and specially differentiated group of cells can be seen slightly to one side of its advancing tip. The cells composing this group are not only slightly larger, but are also clearer and stain more lightly than the other cells composing the germ band. It is this cell aggregation which SHINJI takes to be the rudiment of the midgut. He also describes mesoderm cells and ectoderm cells in the band, but these are not concerned in the present consideration (Fig. 29). Just before reaching the symbionts at the anterior pole, the germ band bends and doubles on itself, its tip now growing towards the posterior pole again. It is through this growth that the typical S form of the embryo is first attained. The group of clear cells just mentioned retains its approximate

position near the tip of the band, but owing to a flexure of the latter, comes to lie in a sort of pocket (Fig. 30). Regardless of their first appearance, it can now be definitely established that at the extreme tip, as well as extending under the mass of clear cells, there is another distinct set of cells. With further growth and extension of the tip, these latter cells are carried along, but the mound of clear cells is left behind (Fig. 31), attached to one side of the germ band. Sections taken at different angles demonstrate also that the mound of clear cells is now divided into two parts.

The symbionts, which have entered into association with the giant cells during this time, remain perfectly stationary until the embryo revolves. It is a significant feature that at the completion of this movement, the bipartite mound of clear cells comes to lie close to the symbiotic mass, which is now on the interior of the embryo (Fig. 32). The vaginal invagination, which makes its appearance at this time, arises under or very close to the aggregation of clear cells. The direction of its growth is toward the symbiotic mass, and, in growing, the clear cells are carried along with it. Ensuing contact of symbionts and clear cell aggregates establishes the final relationship of the two.

The foregoing account shows that the peculiar aggregation of clear cells represents nothing more nor less than the early germ cells. Definitely distinct at an early period of germ band growth, it retains its relative position until, when the S form of the embryo is attained, the tip of the germ band grows away from it. Both the germ cells and the symbionts are external to the curve of the embryo, and separated from each other by almost half the length of the egg. These relations are altered completely after the revolution of the embryo, for then, although the germ cells retain place on the band, they, as well as the symbionts, are on the inside of the curve of the embryo, and moreover, are removed from each other by only a short distance. Finally even this short distance is eliminated by the outgrowth of the vaginal invagination which pushes the germ cells into contact with the symbionts.

SHINJI's confusion of the several types of cells is primarily due to his failure to work out the maturation divisions—a pardonable omission, since, as has been mentioned, he was concerned only with the general course of development. In regarding the giant cells as germ cells he must have neglected all of the definite cytological features

which characterize them, and which distinguish them very clearly from all of the cells in the germ band at least. The only cells which might be confused with them are the yolk cells. As has been pointed out, a few of the latter may now and then join the giant cells and escape recognition; but this would be of little significance because migration towards the periphery is not a general movement in the relatively small number of yolk cells that are found in the average egg. In describing certain cells around or in apposition to the symbionts during growth of the germ band, SHINJI probably has in mind the phase during which the giant cells have not yet entered into complete association with the symbionts—a phase shown in Fig. 22 or 23 of the present paper. In the meantime he is fully aware of the aggregation of clear cells close to the tip of the growing germ band. This he interprets as the rudiment of the midgut, overlooking entirely the stage prior to the revolution of the embryo when these cells do not accompany the growing tip of the germ band and are left behind. Certainly he is correct in claiming that the midgut originates from the cells at or near the tip of the germ band, but the clear cells that were seen there at an earlier stage are not identical with the midgut cells later found at that location. It is peculiar that after revolution of the embryo SHINJI recognizes the true germ cells as such. They are then still in the identical place on the germ band, having undergone no change of location in respect to it since first separated from the growing tip, and showing no change in appearance. SHINJI, however, under the impression that they have previously been in apposition to the symbionts, interprets their location on the germ band as being due to a migration from the former to the latter position. From this point on, his interpretation coincides exactly with mine. It thus appears as definitely established that the germ cells and the cells associated with the symbionts—the giant cells—are definitely distinct cells, separated throughout the period during which their final condition and location are established.

I gladly express my thanks to Dr. Chas. H. RICHARDSON, of Washington, D. C., whose kind help during the year 1920 made possible the continuation of the breeding experiments while I was unavoidably absent.

Summary.

1. Virgin females of *Pseudococcus citri* do not give rise to offspring.

2. Mated females give rise to broods in which the numbers of males and females are approximately equal.

3. In the maturation of the egg, two polar divisions occur: and the diploid number of chromosomes, which is ten, is reduced to five.

4. Union of the female pronucleus with the sperm nucleus restores the diploid number. This characterizes all cells of the embryo with the exception of the giant cells associated with the symbionts.

5. The first polar body with ten chromosomes, and the second polar body with five, fuse: and the resulting polar nucleus contains fifteen chromosomes.

6. This polar nucleus undergoes mitotic divisions, in the course of which the number of chromosomes is increased to thirty or more.

7. The derivatives of the polar nucleus are characterized by the number of chromosomes during division, by the number of nucleoli during the resting stages, and, more generally, by their large size (giant cells).

8. The giant cells leave the periphery where they are first aggregated, and migrate to the symbionts, with which they become associated.

9. The giant cells are definitely distinct from the germ cells.

References.

- BUCHNER, P. 1912. Studien an intrazellulären Symbionten. I. Die intrazellulären Symbionten der Hemipteren. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 26.
- 1918. Studien an intrazellulären Symbionten. II. Die Symbionten von Aleurodes, ihre Übertragung in das Ei, und ihr Verhalten bei der Embryologie. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 39.
- 1921. Tier und Pflanze in intrazellulärer Symbiose. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- EMEIS, W. 1915. Über Eientwicklung bei den Cocciden. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 39.
- FRANCOTTE, P. 1898. Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclads. Arch. Zool. T. 6.
- MACGILLIVRAY, A. 1921. The Coccidae. Scarab Pub. Co., Urbana.
- MARTIN, F. 1914. Zur Entwicklungsgeschichte des polyembryonalen Chalcidiers Agelaiaspis (Encyrtus) fuscicollis. Z. wiss. Zool. Bd. 110.
- NACHTSHEIM, H. 1913. Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Arch. f. Zellforsch. Bd. 11.
- PATTERSON, J. T. 1921. The development of Paracopidosomopsis. Journ. Morph. Vol. 36.
- PETRUNKEWITSCH, A. 1903. Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 17.
- PIERANTONI, U. 1910. Ulteriori osservazioni sulla simbiosi ereditaria degli Omotteri. Zool. Anz. Bd. 36.
- 1913. Struttura ed evoluzione dell'organo simbiotico del *Coccidomyces dactylopii* Buchner. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 31.

- SCHRADER, F. 1921. The chromosomes of *Pseudococcus nipae*. Biol. Bull. Vol. 40.
 — 1922. A study of the chromosomes in three species of *Pseudococcus*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 17.
 SHINJI, G. O. 1919. Embryology of coccids, with especial reference to the formation of the ovary, origin and differentiation of the germ cells, germ layers, rudiments of the midgut, and the intracellular symbiotic organisms. Jour. Morph. Vol. 33.
 SILVESTRI, F. 1906. Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. I. Biologica del *Litomastix truncatellus*. Ann. R. Sc. Agr. Portici. Vol. 6.
 — 1908. II. Sviluppo dell' *Ageniaspis fuscicollis*. Ann. R. Sc. Agr. Portici. Vol. 8.

Drawings made with ZEISS equipment. Magnification: Fig. 1 to 18 = 2160;
 Fig. 19 to 24 = 1080; Fig. 25 to 26 = 2160; Fig. 27 to 32 = 500.

Plate 2.

- Fig. 1. The five tetrads at an early stage in the maturation of the egg.
 Fig. 2. The five tetrads slightly condensed.
 Fig. 3. The five tetrads in the final stage of condensation.
 Fig. 4. Anaphase of first maturation division.
 Fig. 5. Late anaphase of first maturation division. Each dyad lying separately in a clear area. Outer group incomplete.
 Fig. 6. Telophase of first maturation division. Spindlerest situated between the two groups of dyads.
 Fig. 7a. Anaphase of second maturation division. First polar body inactive.
 Fig. 7b. Sperm nucleus in same egg.
 Fig. 8a. Telophase of second maturation division. Nuclear wall formed around one daughter group. Latter showing reduced number of chromosomes.
 Fig. 8b. Sperm nucleus in same egg.
 Fig. 9a. Late telophase of second maturation division, with daughter nuclei in resting stage. First polar body still inactive.
 Fig. 9b. Sperm nucleus in same egg, expanded to almost maximum dimensions.
 Fig. 10a. Second polar body in resting stage. First polar body forming nuclear membrane and showing ten chromosomes.
 Fig. 10b. Union of male and female pronuclei in same egg.

Plate 3.

- Fig. 11. Cleavage nucleus prior to first somatic division, showing five chromosomes less condensed than the five others.
 Fig. 12. First and second polar bodies approaching each other.
 Fig. 13. Polar nucleus in prophase.
 Fig. 14. Fifteen chromosomes of polar nucleus not yet fully condensed.
 Fig. 15. Fifteen chromosomes of polar nucleus in metaphase.
 Fig. 16. First division of polar nucleus.
 Fig. 17. Two daughter groups resulting from first division of polar nucleus. Fifteen chromosomes in each.

Fig. 18. Chromosomes of two giant cells in close apposition, showing origin of multiple number of chromosomes.

Fig. 19. Normal blastoderm cells near three giant cells.

Fig. 20. Normal blastoderm cells displacing giant cells at periphery.

Plate 4.

Fig. 21. Giant cells in initial stage of migration to anterior pole.

Fig. 22. First giant cells entering between symbionts.

Fig. 23. Later stage of association of giant cells with symbionts.

Fig. 24. Association between giant cells and symbionts almost complete.

Fig. 25. Spheres of symbionts in intimate association with giant cells in the embryo, shortly before hatching.

Fig. 26. Symbionts and a giant cell showing multiple number of chromosomes. From adult female of *Pseudococcus*.

Plate 5.

Fig. 27. Giant cells, yolk cells, blastoderm cells and symbionts in an egg at the blastoderm stage. y = yolk cell.

Fig. 28. Giant cells just prior to migration. A few yolk cells going to periphery.

Fig. 29. Germband with germ cells (g). Giant cells in contact with symbionts.

Fig. 30. S shaped embryo, with germ cells near tip of germ band. Mid intestine cells (m).

Fig. 31. Embryo with germ cells dissociated from tip of germ band.

Fig. 32. Embryo soon after revolution, and prior to outgrowth of vaginal invagination.

Sammelreferat.

Der bisherige Stand der erbanalytischen Untersuchungen an Hühnern.

Von Paula Hertwig.

Aus dem Institut für Vererbungsforschung an der Landwirtschaftlichen Hochschule, Berlin.

Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Einleitung und Zusammenstellung der auf ihre Erbfaktoren untersuchten Merkmale	184
B. Faktoren-Analyse.	
I. Vererbung der Pigmentierung	185
a) Gefieder-Färbung und Zeichnung	187
1. Wild- oder Bankivazeichnung (S. 188). 2. Weiße Federfarbe, α) recessives Weiß (S. 189), β) dominantes Weiß (S. 190). 3. Schwarze Federfarbe, Sperberung, Blaufärbung (S. 194). 4. Gelbe und rote Federfarbe (S. 196). 5. Federzeichnung (S. 197). 6. Färbung des Dunengefieders (S. 199).	
b) Mesodermale Pigmentierung	200
c) Färbung der Iris	200
d) Färbung der Füße und des Schnabels	201
e) Färbung der Eierschalen	202
II. Federbau und Federwachstum	203
III. Befiederung. a) Fußbefiederung. b) Nackthalsigkeit	206
IV. Vererbung der Kammformen	207
V. Merkmale des Skeletts	210
VI. Syndactylismus	214
VII. Vererbung von Eiproduktion und Brutinstinkt	214
VIII. Vererbung der Eigröße	221
IX. Vererbung des Körpergewichtes	221
X. Geschlecht und Geschlechtsbestimmung	221
a) Differenzierung des Geschlechts. Zwitterigkeit	221
b) Sekundäre Geschlechtsunterschiede	223
c) Cytologische und genetische Beweise für die Heterogamete des Weibchens	227
C. Theoretisches zur Faktorenanalyse	231
D. Artkreuzungen	238
E. Abstammung, Mutations- und Domestikations-Problem	240

Einleitung.

Obleich die Haustiere bereits Objekt der Erbforschung sind, solange man überhaupt von wissenschaftlich genetischer Arbeit sprechen kann, ist die Faktorenanalyse noch sehr im Rückstand, zumal wenn wir einen Vergleich ziehen mit unserer Kenntnis der Erbanlagen von *Drosophila*, die wir Morgan und seinen Mitarbeitern verdanken. Der Grund hierfür ist leicht einzusehen. Die Fruchtfliege braucht für ihren Entwicklungszyklus 14 Tage bis 3 Wochen, die Haustiere Monate bis zu vielen Jahren. Die Fliegen kann man ohne großen Kosten zu Tausenden im Laboratorium ziehen, Versuche mit Haustieren können nur in besonderen Versuchsanstalten, die wir in Deutschland fast ganz entbehren, mit großen Kosten durchgeführt werden. Dennoch werden wir nicht darauf verzichten, mit Haustieren zu arbeiten. Die Kenntnis ihrer Erbanlagen ist für die Praxis von größter Bedeutung und muß daher unbedingt erweitert werden. Dann aber ist das Arbeiten mit Haustieren aus dem Grunde noch so verlockend, weil wir wohl nirgends im Tierreich wieder eine so große Rassen- und Varietätenbildung finden. Dazu kommt noch, daß uns das Domestikationsproblem, das seit Lamarcks und Darwins Zeiten im Mittelpunkt der theoretischen Erörterungen über die Entstehung der Arten steht, immer wieder von neuem anziehen wird, nicht zum geringsten Teil deshalb, weil ja schließlich auch der Mensch unter dem Einfluß der Domestikation sich entwickelt.

Gilt das Gesagte von den Haustieren im allgemeinen, so besonders von den Haushühnern. — Sehr bald nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln unternahm Bateson und seine Mitarbeiter ausgedehnte Experimente mit Hühnern. In den seitdem verflossenen 2 Dezennien sind die Hühner ständig ein Lieblingsobjekt der Genetiker gewesen. Die große Anzahl von Rassen, die sich voneinander in zahlreichen stark in die Augen fallenden Merkmalen unterscheiden, die relativ leichte Züchtbarkeit und hohe Fruchtbarkeit machen das begreiflich. Aber trotz der vielen, und z. T. ausgezeichneten Untersuchungen stehen wir noch immer am Anfang der Arbeit. Nur von ganz wenigen Merkmalen sind uns die einzelnen ihr Auftreten bedingenden Erbfaktoren bekannt, die meisten, und besonders die praktisch wichtigsten Eigenschaften, sind noch wenig erforscht. — Die weitere Arbeit, die unbedingt geleistet werden muß, setzt die Kenntnis des schon Erreichten voraus. Zu ihrer Verbreitung soll diese Arbeit dienen, indem sie die vielen Einzelangaben zusammenfaßt, ihren Wert zu prüfen, Widersprüche gegeneinander abzuwägen, auf wichtige Fragen hinzuweisen versucht. Bestimmend für ihre Abfassung, sowie für die Aufforderung von Prof. Baur und Dr. Nachtsheim, das Referat für die Zeitschrift zu verfassen, war besonders der Umstand, daß fast die gesamte Hühnerliteratur in englischen und amerikanischen Zeitschriften veröffentlicht ist, die dem deutschen Leser zur Zeit schwer zugänglich sind. —

Ich beginne mit einer Aufzählung der bisher untersuchten Merkmale, die ich aber nicht in der von Slocum (150) und auch von Babcock und Clausen (2) benutzten Tabellenform wiedergebe. Diese Tabellen geben, obgleich sie den Vorteil der Übersichtlichkeit haben, doch keine richtige Vorstellung unserer Kenntnisse. Die Gegenüberstellung zweier Merkmale als abhängig von einem Allelomorphenpaar ist durchaus nicht immer zutreffend. So z. B. kann man nicht das Weiß der Minorca als rezessives Allelomorph von Schwarz oder Braunrot bezeichnen. Auch können uns die kurzen dort gegebenen Angaben, die sich nur auf Dominanz und Geschlechtsgebundenheit erstrecken, nicht genügen. Wir müssen wissen, wieviel Gene (Faktoren) an dem Zustandekommen des Merkmals beteiligt sind, ob sie gleichsinnig wirken, oder die Eigenschaft in entgegengesetzten Richtungen beeinflussen, wir müssen über ihre quantitative Wirkung und ihr Wechselverhältnis zueinander unterrichtet sein. Das läßt sich bei unsern heutigen noch sehr mangelhaften Kenntnissen kaum in der gedrängten Form einer Tabelle wiedergeben.

I. Pigmentierung. a) Färbung und Zeichnung des Gefieders.

1. Wild- oder Bankivafärbung ist allem Anschein nach bedingt durch eine größere Anzahl von Faktoren, die wir im einzelnen noch nicht kennen. Sicher ist die Färbung der Brust abhängig von einem besonderen, selbständig mendelnden Faktor. Verhinderungsfaktoren für schwarzes oder gelbes Pigment beeinflussen die Färbung. Beim Ausfall des gelben Pigments entstehen die silberhalsigen Varietäten.

2. Weiße Farbe kann entweder rezessiv sein (beim Fehlen von nur einem oder von beiden für die Farbbildungen notwendigen Faktoren) oder dominant und bedingt durch Verhinderungsfaktoren für Pigmentierung. Es gibt einen Verhinderungsfaktor für jegliche Pigmentbildung überhaupt, ebenso wie auch Faktoren, die nur einseitig die Bildung des schwarzen oder des gelben Pigmentes verhindern: der oder die Verhinderungsfaktoren für gelbes Pigment sind geschlechtsgebunden.

3. Schwarze Farbe ist abhängig von einem oder wahrscheinlich von mehreren gleichsinnig wirkenden dominanten Faktoren, die gleichzeitig epistatisch über andere Färbungsfaktoren sind. Durch einen nur auf schwarzes Pigment wirkenden geschlechtsgebundenen dominanten Faktor wird die Sperberung erzeugt. Die blaue Färbung der Andalusier usw. ist ebenfalls als eine Modifikation von ganz schwarzem Gefieder anzusehen. Sie entsteht, wenn der Schwarzfärbungsfaktor mit einem zweiten zusammenkommt, der von Lippincott (105) als „Restriktionsfaktor“ bezeichnet wurde.

4. Gelb-rotbraune Farbe ist abhängig von einem oder mehreren dominanten Faktoren.

5. Die Federzeichnung ist begründet in der Wachstumsordnung des Federkeims. Der primäre durch die Bankivahennen repräsentierte Typ scheint meistens rezessiv zu sein.

6. Dunen-Färbung. Wir haben hier die Reihe braunschwarz > braungestreift > hellbraun. Vielleicht handelt es sich um ein System multipler Allelomorphe. Nach Hagedoorn (82) ist braungestreift ein dominantes geschlechtsgebundenes Merkmal.

b) Die mesodermale Pigmentierung der Seiden- bzw. Negerhühner wird hervorgerufen durch einen dominanten Faktor für Pigmentbildung, der nur bei Abwesenheit eines Verhinderungsfaktors für Pigmentablagerung im mesodermalen Gewebe in die Erscheinung tritt.

c) Färbung der Iris. Braunschwarz ist dominant über orange- und perlfarbig, orange dominant über perlfarbig. Die Färbung der Iris scheint also wohl durch eine Serie multipler Allelomorphe bedingt zu sein.

d) Färbung der Füße und des Schnabels ist abhängig von den Faktoren, die das melanotische Pigment des Gefieders bestimmen und die epistatisch über die die lipochromatische blaugrüne, gelbe oder weißliche Färbung verursachenden Faktoren sind. Von dieser ist blaugrau dominant über gelb, weiß (fleischfarben) dominant über gelb und wohl auch blaugrau. Die weiße Färbung beruht also wohl auf einem dominanten Verhinderungsfaktor.

e) Färbung der Eierschalen. Die braune Färbung ist von mehreren gleichsinnig wirkenden Faktoren abhängig. Die Heterozygoten sind intermediär in der Farbe.

II. Federbau und Federwachstum. Seidenfedrigkeit ist ein rezessives, die Lockenfeder der Strupphühner ein dominantes von einem Faktorenpaar abhängiges Merkmal. Die Fähigkeit, verlängerte Federn, sei es als Schwanzfedern oder als Hauben- und Bartbildungen hervorzubringen, ist dominant.

III. Befiederung. a) Fußbefiederung. 1—2 Faktorenpaare sind an dem Zustandekommen der Fußbefiederung, einem dominanten Merkmal beteiligt. Dazu kommt vielleicht noch bei manchen Rassen ein Verhinderungsfaktor.

b) Nackthalsigkeit ist ein monofaktoriell bedingtes dominantes Merkmal.

IV. Kammformen. Der einfache Kamm tritt auf, bei Anwesenheit des Faktors S, der Erbsenkamm, wenn S und P, der Rosenkamm, wenn S und R vorhanden sind. P und R sind also epistatisch zu S. Der Walnußkamm ist der Heterozygot von Erbsen- \times Rosenkamm. Ferner gibt es noch einen dominanten Faktor für doppelten Kamm, eine größere Zahl von Faktoren, die an der Bildung des sogenannten Y-Kamms beteiligt sind.

Färbung des Ohrlappens. Die Bastarde, rote \times weiße Ohrlappen, besitzen rote mit etwas weiß in der Mitte. Über die weitere Aufspaltung ist nichts bekannt.

V. Skelett. a) Schädelprotuberanz, hervorgerufen durch eine Hirnhernie. Rezessives Merkmal.

b) Weite Nasenlöcher sind unvollständig dominant über enge (normal). Zahl der beteiligten Faktoren unbekannt.

c) Anurozygie ist ein dominantes Merkmal, fraglich, ob monofaktoriell bedingt.

d) Hyperdactylie. Die Anzahl der beteiligten Faktoren ist nicht festgestellt. Unvollständig dominantes Merkmal.

VI. Syndactylismus ist ein rezessives Merkmal.

VII. Die Eiproduktion ist abhängig von einer größeren Anzahl von Faktoren, die uns noch ziemlich unbekannt sind. Beeinflußt wird sie unter anderem durch die Brütlust, die von mehreren, mindestens 2 Faktoren abhängig ist. Brütlust ist dominant über ihr Fehlen.

VIII. Eigröße. Große Eier zu legen ist eine rezessive, vielleicht monofaktoriell bedingte Eigenschaft.

IX. Körpergewicht. Wir kennen bis jetzt 4 gleichsinnig wirkende Faktorenpaare für Wüchsigkeit.

X. Die Geschlechtsbestimmung ist wahrscheinlich abhängig von 2 Faktorenpaaren MM und FF. Das Weibchen ist heterozygot.

Von den sekundären Geschlechtscharakteren ist genetisch nur die Hennenfedrigkeit der Sebrights und Campiner untersucht. Sie ist ein dominantes Merkmal, abhängig von einem Faktorenpaar.

An diese gedrängte, zur Orientierung dienende Übersicht schließe ich die ausführlichere Darstellung über den jetzigen Stand der Erbanalyse bei Hühnern und beginne mit der

a) Gefiederfärbung und -zeichnung.

Einer Besprechung der Zeichnung und Färbung des Gefieders des Haushuhns ist eine Beschreibung des Bankivahuhns zugrunde zu legen, ist dieses doch als die mutmaßliche Stammform anzusehen. Eingehendere Angaben sind außer bei Darwin in dem wertvollen Geflügelzuchtbuch von Dürigen (45) zu finden. Der sexuelle Dimorphismus ist stark ausgeprägt. Der Hahn besitzt goldgelbe Kopf- und Halsfedern mit schwarzen Schaftstrich und einen orangeroten Sattelbehang; Brust, Bauch, Schenkel, Schwanz und Sichel sind braunschwarz oder schwarz mit grünem Metallglanz. Schultern und Armschwingen braun, mittlere und große Flügeldecken blauschwarz. Die Henne ist unscheinbar in der Färbung. Rücken, Schwanz, Schwingen sind gelblich-braun, der Hals ist etwas heller gefärbt. Die Brust ist blaß-rotbraun, die Bauchseite heller. Die einzelnen Federn sind nicht wie beim Hahn homogen gefärbt, sondern gestrichelt, z. T. hell gesäumt.

Nach den kürzlich in dieser Zeitschrift veröffentlichten Untersuchungen von Ladebeck (100) handelt es sich bei den Federpigmenten von *Gallus bankiva*

und den domestizierten Hühnern um Melanine, die diffus oder in Form von Kugeln, Ellipsoiden oder Stäbchen auftreten können. Es sind die Farben hellgelb, hellrotbraun, rostfarbig, rot-schokoladenbraun, schwarzbraun bis schwarz vertreten. Die verschiedenen Farbtöne fließen ineinander über, ohne eine scharfe Grenze erkennen zu lassen. Das hellere gelbe Pigment tritt im allgemeinen diffus oder feinkörnig auf, das dunkle bis schwarze als Ellipsoid oder Stäbchen, oder auch in größeren Ballen, die die Form der einzelnen Teile nicht mehr erkennen lassen. Die Haushuhnrasen, die die *bankiva*-Färbung besitzen, zeigen im Wesentlichen dieselben Pigmentverhältnisse, nur sind die Farbunterschiede kräftiger, die Scheidung der einzelnen Pigmentarten klarer, so daß man leichter als bei der Wildform 2 Farbreihen aufstellen kann, von denen die erste von hellgelb bis rotbraun geht mit kugeligen Körnern, die zweite von schmutziggelb über braun zu schwarz mit Ellipsoiden oder stäbchenartigen Formen.

Wie Haecker (80, 81) annimmt, entsprechen die Farben gelbrot und schwarz dem Schwarz und Rot des Taubengefieders, hingegen vermissen wir ein Äquivalent des bei den Tauben vorhandenen blauen Pigments; denn das sogenannte Blau der Andalusier und einiger anderer Rassen ist dem Taubenblau nicht gleichzusetzen, kommt vielmehr durch eine bestimmte Anordnung des schwarzen Pigments zustande (vergl. S. 195). — So weit die bisherigen Untersuchungen erkennen lassen, treten bei keiner domestizierten Hühnerrasse neue Pigmentarten hinzu, so daß die ganzen Rassenverschiedenheiten durch wechselnde Ausbreitung und Abschattierung der Pigmente der beiden erwähnten Reihen zustande kommen. —

Liest man die recht zahlreichen über die Vererbung der Gefiederfarbe erschienenen Abhandlungen, dann hat man zunächst den Eindruck, als ob eine fast unübersehbare Zahl von Faktoren die Mannigfaltigkeit der Hühnerzeichnung bedingen. Eine genauere Sichtung des Materials zeigt dann allerdings, daß häufig von verschiedenen Autoren dieselben Faktoren mit verschiedenen Symbolen bezeichnet worden sind und daß es doch wohl nicht unmöglich sein dürfte, die Hauptunterschiede der Haushuhnrasen durch das Zusammenwirken einer verhältnismäßig kleinen Zahl von Faktoren zu erklären. Von diesem Endziel sind wir allerdings noch weit entfernt. Schon die Frage, wieviel Faktoren an dem Zustandekommen der

1. Wild- oder Bankivafärbung

beteiligt sind, vermögen wir nicht zu beantworten. Davenport (34) nimmt zwar nur einen einzigen Faktor (J, Jungle pattern) an und vermag auch eine Reihe seiner Kreuzungen ganz gut zu interpretieren. Dennoch ist leicht zu erweisen, daß die Verhältnisse nicht so einfach liegen. Wir kennen viele Fälle, wo die regionären Farbunterschiede zwar beibehalten sind, aber andere Farben an die Stelle der ursprünglichen getreten sind. So z. B. bei den

silberhalsigen Rassen, die ich auf S. 191 näher besprechen werde. Wir kennen ferner Fälle, wo die schwarze Brust der Hähne durch eine braunrote ersetzt wird. Davenport (34) machte diese Beobachtung bei einer Kreuzung zwischen schwarzbraunen und rotbraunen Cochins. Am bekanntesten ist der Zeichnungstypus aber bei den braunroten Kämpfern, bei denen er auch von Hagedoorn (82) analysiert wurde. Der die Braunbrüstigkeit bedingende Faktor ist geschlechtsgebunden.

Wie kompliziert sich eine Faktorenanalyse der Bankiva-Zeichnung gestaltet, zeigen am besten Morgans (108) Kreuzungen von Sebrights und schwarzbrüstigen Zwergkämpfern. Die F_2 -Generation kann ungefähr in 16 Klassen, die jedoch nicht einheitlich sind, eingeteilt werden. Morgan (108) glaubt, die Hauptunterschiede durch 3 Faktorenpaare erklären zu können.

2. Weiße Federfärbung.

a) Rezessives Weiß.

Hühnerrassen, deren weißes Gefieder sich rezessiv zur Farbigkeit verhielt, sind zuerst von Davenport (33, 34) und von Bateson und Punnett (4, 5, 6, 8, 9) analysiert worden. Während Davenport (34) nur einen einzigen Faktor, seinen Farbfaktor C, feststellte, dessen Anwesenheit für die Pigmentbildung notwendig ist, fanden Bateson und Punnett deren zwei, die sie mit x und y bezeichnen. Sie untersuchten: 1. weiße rosenkämmige Bantams, 2. weiße Seidenhühner und 3. weiße Bastardhühner, die im Laufe der Experimente aus einer Kreuzung von weißen Dorkings mit indischen Kämpfern und braunen Italienern entstanden waren (5, S. 19) und die von den Autoren kurz als die „rezessiv Weißen“ bezeichnet werden.

Bei Kreuzung mit einer gefärbten Rasse entsteht eine durchweg gefärbte F_1 -Generation, entsprechend der Annahme, daß den weißen ein Faktor fehlt, dessen Vorhandensein zur Pigmentbildung notwendig ist, und der durch den gefärbten Partner in F_1 eingeführt worden ist. - Daß es sich hierbei um zwei zur Farbbildung notwendige Faktoren handelt, lassen Kreuzungsversuche der rezessiven untereinander erkennen; denn es entsteht bei der Kreuzung von weißen Seidenhühnern und Batesons rezessiven Weißen eine durchweg gefärbte F_1 -Generation, zum Zeichen, daß die beiden weißen Rassen einander ergänzende Faktoren für Farbbildung enthalten. Mithin besitzt, wenn wir Batesons Symbole gebrauchen, die eine Rasse die Faktoren X und y, die andere Y und x. Beide sind weiß, da ihnen ein für die Farbbildung notwendiger Faktor fehlt. Die F_1 -Generation besitzt die Formel $XxYy$, ist demnach farbig und in F_2 finden wir wieder Aufspaltung und dementsprechend in Batesons Versuchen 9 gefärbte : 7 weißen Vögeln. Eine Kreuzung der rezessiven Weißen mit den weißen Bantams war leider aus technischen Gründen unmöglich, doch zeigen Batesons Versuche mit großer Wahrscheinlichkeit, daß die Bantams die gleichen Faktoren für Farbbildung

besitzen, wie die Seidenhühner. Die rezessiven Weißen müssen die Faktoren für eine bankivaähnliche rotbraune Färbung tragen, da die F_1 -Generation durchweg Tiere von dieser Färbung aufweist. Da wir die Entstehungsgeschichte der rezessiv weißen Rasse kennen, ist das Auftreten der Bankivafärbung verständlich, die Faktoren stammen von den indischen Kämpfern oder braunen Italienern.

Von den Arbeiten anderer Autoren mit dem rezessiven Weiß sind zu erwähnen die Kreuzungen von Davenport (33): Seidenhuhn \times schwarz Minorka \times Buff Cochin und \times weiß Italiener, die mit Batesons Versuchen übereinstimmen. Als eine weitere weiß-rezessive Rasse lernen wir durch Davenport die weißen Cochin-Zwerge kennen, die mit dem Phönixhuhn gekreuzt eine F_1 -Generation lieferten, die die Tosafärbung plus einer durch das Cochinhuhn eingeführten streifigen Federzeichnung aufwiesen.

Ferner bezeichnet Sturtevant (153) die weißen Wyandottes, die seiner Angabe nach von den Silber-Wyandottes abstammen, als rezessiv. und Morgan und Goodale (110) wiesen nach, daß die weißen Plymouth Rocks ebenfalls rezessiv sind. Die Versuche von Hagedoorn (11, 83) und Lippincott (105, 106), Kreuzungen von Andalusiern mit weißen Wyandottes und Plymouth Rocks, bestätigen diese Angaben. — Vielleicht sind auch die weißen (blaugesprenkelten) Andalusier zu den rezessiv Weißen zu rechnen. Sie müßten aber einen den weißen Wyandottes und Plymouth Rocks komplementären Farbbildungsfaktor tragen, da Lippincott (106) bei diesen Kreuzungen gefärbte F_1 -Generationen erhielt (vergl. S. 196).

Rezessiv weiß ist auch die Färbung der Hauben, die bei einigen Hühnerrassen (Polen) durch den Kontrast zu dem sonst schwarzen Gefieder ein charakteristisches Merkmal bilden (Davenport, 33).

♂) Dominantes Weiß.

Die dominant weiße Feder unterscheidet sich von der rezessiv weißen nur sehr wenig. Sie nimmt aber namentlich im Alter und bei starker Sonnenbestrahlung leicht einen etwas gelblichen Ton an. Die am besten untersuchte Hühnerrasse, deren ganzes Gefieder dominant weiß ist, sind die weißen Italiener (Leghorn). Wird ein weißes Italienerhuhn mit irgend einer farbigen Rasse gekreuzt, so ist die F_1 -Generation weiß bis auf wenige unbedeutende farbige Flecke. In F_2 treten dann, abhängig von dem sonstigen durch das epistatische Weiß verdeckten Genenbesitz der Elterntiere, neben weißen farbige Tiere im Verhältnis von 3:1 auf. — Bateson und Punnett (4—6) führten die Kreuzung zwischen weißen und rebhuhnfarbigen Italienern oder indischen Kämpfern aus. Davenport (33) kreuzte weiße Italiener mit schwarzen Minorka.

Trat ausnahmsweise in einer Kreuzung von weißem Italiener und einer farbigen Rasse eine F_1 -Generation auf, die aus 50% weißen, 50% farbigen Tieren bestand, so konnte nachgewiesen werden, daß das Italienerhuhn

heterozygot für weiß war (verschiedene Versuche von Davenport). Bateson und Punnett nehmen an, daß die weißen Italiener einen Faktor besitzen, der die Pigmentbildung verhindert (suppressing factor). Er ist identisch mit Davenports Faktor W. Seine einmalige Anwesenheit genügt, um das Tier zu einem weißen zu machen, wenn auch Heterozygote von Homozygoten sich durch die Anwesenheit eines leichten Farbtones meistens unterscheiden lassen. Es versteht sich, daß neben dem Faktor S andere hypostatische Gene für die Farbbildung vorhanden sein können, die erst in der F₂-Generation in die Erscheinung treten, wie die Kreuzungen von Bateson (5—9), Davenport (33, 34) und namentlich von Hadley (75) auch zeigen. Hadley konnte z. B. einen Faktor für schwarze Färbung und den Sperbungsfaktor nachweisen. — Wie die weißen Italiener verhalten sich noch die weißen Dorkings (Hadley, 76—78). Wie schon gesagt, hat Bateson die Bezeichnung „dominantes Weiß“ zuerst gebraucht. Seiner Ansicht nach, der wir uns in Ermangelung einer besseren Hypothese vorläufig anschließen müssen, beruht die Pigmentlosigkeit auf der Anwesenheit eines Verhinderungsfaktors. Hadley nimmt sogar bei den weißen Italienern zwei Verhinderungsfaktoren, einen für schwarzes und einen für rotes Pigment an, die dann natürlich gekoppelt sein müssen. Mir scheint, da keine Koppelungsdurchbrechungen beobachtet worden sind, keine Notwendigkeit für die bifaktorielle Hypothese vorzuliegen, doch muß betont werden, daß wir bei anderen Hühnerrassen einen ausschließlich auf das rote Pigment einwirkenden Verhinderungsfaktor kennen. Nicht so häufig ist die Existenz eines nur auf das schwarze Pigment wirkenden Faktors nachgewiesen worden.

Der Verhinderungsfaktor für das rote Pigment ist geschlechtsgebunden, d. h. das weibliche Geschlecht ist heterozygot für denselben. Seine Existenz bewirkt bei rebhuhnfarbigen Rassen die Färbung, die der Züchter als silberhalsig bezeichnet. Bei diesem Typ ist alles, was bei den rebhuhnfarbigen Rassen gelb oder rotbraun ist, durch weiß ersetzt, mit Ausnahme der Schulterdecken des Hahnes und der lachsroten Brust des Weibchens. — Davenport (36, 37) wies den Faktor als erster nach. Er arbeitete mit dunklen Brahmas, die er mit braunen Italienern kreuzte. Bezeichnen wir mit Davenport den erwähnten Verhinderungsfaktor mit W (White, dominant), den Faktor für rotes Pigment mit R, so hätten wir die Erbformeln wie folgt zu schreiben:

$$\begin{array}{ll} \text{Brahma } \sigma = \frac{WM}{WM} \frac{r}{r}, & \text{Italiener } \sigma = \frac{wM}{wM} \frac{R}{R}, \\ \text{Brahma } \varphi = \frac{WM}{wm} \frac{r}{r}, & \text{Italiener } \varphi = \frac{wM}{wm} \frac{R}{R}. \end{array}$$

Die Geschlechtsformel für das Weibchen ist hierbei mit Mm, diejenige für das Männchen mit MM angenommen, wie später in dem Abschnitt über geschlechtsgebundene Vererbung näher begründet werden wird.

Es ergibt sodann die Kreuzung Italiener ♂ × Brahma ♀ folgende F₁-Generation:

$$\frac{WM}{wm} \frac{F}{f} \frac{r}{R} \times \frac{wm}{WM} \frac{F}{f} \frac{r}{R},$$

d. h. „silberhalsige“ Männchen mit roten Flügeldecken (wing bow) und Weibchen mit goldenem Hals, die den Italienerhennen sehr ähnlich sind. Bei der reziproken Kreuzung Brahma ♂ × Italiener ♀ haben wir eine F₁-Generation, bestehend aus:

$$\frac{WM}{wm} \frac{F}{f} \frac{r}{R} \times \frac{WM}{wm} \frac{F}{f} \frac{r}{R},$$

d. h. es treten dieselben Männchen wie vorhin auf, die Weibchen sind aber silberhalsig. Die F₂-Generationen Davenports bestätigen die von ihm gegebene, hier in bezug auf den Faktor R und in der Schreibweise etwas geänderte Formulierung. Meiner Ansicht nach hat Sturtevant (152, 153) mit seiner Vermutung vollkommen recht, daß er es bei seinen Versuchen mit Columbian Wyandotte und braunen Italienern mit genau den gleichen Faktoren zu tun hat. Das ist bei der nahen Verwandtschaft von Columbian Wyandottes und Brahmas ja auch sehr begreiflich, gibt doch der Züchter Parrisch an, daß er die Columbian Wyandottes aus einer Kreuzung von Hell Brahma ♀ × Weiß Wyandotte gezogen hat (zitiert nach Sturtevant).

Die sogenannte Columbia-Zeichnung (helle Tiere mit etwas Schwarz an Kopf, Schwanz und Flügel, vollständiges Fehlen von Rot, beruht immer auf der Anwesenheit unseres geschlechtsgebundenen Verhinderungsfaktors, wie Dunn (43) durch Kreuzung von Columbia ♂ (aus Hell Brahma × Italiener) × Buff Orpington ♀ nachzuweisen versucht. Seiner Ansicht nach leiten sich die hellen Brahmas, eine der ältesten Rassen mit Columbia-Zeichnung, von den Grauen Shanghais ab, die ihrerseits wahrscheinlich durch Mutation aus einer ebenso gezeichneten aber rotbraunen (buff) Rasse entstanden sind. Die Mutation würde demnach in dem Erwerb des Verhinderungsfaktors bestanden haben.

Wir wissen also ziemlich sicher, daß es ein und derselbe Faktor ist, der die Bankivafärbung in die silberhalsige Varietät umwandelt, und der aus rotbraunen (buffs) Tieren die Columbia-artig gefärbten macht. Wahrscheinlich ist auch, wenn auch bisher noch nicht nachgewiesen, daß bei ganz anders gezeichneten Rassen derselbe Faktor goldene Varietäten in silberne verwandelt. Die gesprenkelten (oder gelackten) Hamburger, Campiner, Assendelfter Hühner, die sich wohl alle von den ostfriesischen Möwen ableiten, besitzen eine scharf markierte schwarze Querbänderung der Feder auf goldenem resp. rotem Grund. Der goldene Streifen kann durch dominantes Weiß ersetzt werden. Die Versuche von Hagedoorn (83), Lefèvre (103), Jones (95), Punnett und Bailey (145), Punnett und Pease (146) haben die geschlechtsgebundene, dominante Vererbung der silberweißen Färbung

sicher gestellt. Hagedoorn (11, 83) kreuzt silberne und goldene Assendeltler. Ich will seine Zahlen anführen, da sie nur in seinem nicht leicht in Deutschland erhältlichen Werk „The relative Value of the Process causing Evolution“ enthalten sind. — Silberhenne \times Goldhahn ergab 243 silberne ♀ und 243 goldene ♂ . Goldene Henne \times heterozygoter Silberhahn, Weibchen und Männchen in beiden Farben und zwar 162 silberne, 165 goldene ♂ ; 163 silberne, 160 goldene ♀ . Nach Hagedoorn wird die Kenntnis dieser Vererbungsregel von den belgischen Züchtern praktisch ausgenutzt, indem sie die bei der ersten Kreuzung entstehenden weißen Küken (die Hähne) gleich töten, oder als Zuchtküken (!) nach Paris verkaufen. — Jones (95) hatte die gleichen Resultate bei Campinern. — Daß der hier in Wirkung tretende Verhinderungsfaktor für rotes Pigment identisch mit demjenigen ist, der bei den silberhalsigen und columbafarbigten Rassen festgestellt wurde, muß vorläufig noch Vermutung bleiben. Es wäre eine dankbare Aufgabe, die Identität nachzuweisen.

Den sichersten Beweis eines nur auf das schwarze Pigment einwirkenden Verhinderungsfaktors haben Punnett und Pease (146) geliefert. — Man kennt außer den goldenen und silbernen Hamburger Sprenkeln noch die chamoisfarbigen. Sie sind gelb und weiß gezeichnet. Die weiße Binde der Chamoisfeder entspricht der schwarzen bei den Goldsprenkeln und ist abhängig von einem Verhinderungsfaktor für schwarzes Pigment, den Punnett und Pease mit X bezeichnen und der nicht geschlechtsgebunden ist. Da wir bereits den die goldenen und silbernen Rassen unterscheidenden Faktor, von Punnett mit S bezeichnet, kennen gelernt haben, können wir leicht die Erbformeln für die drei Rassen aufstellen. Wir müssen nur noch für die Geschlechter die Symbole $\text{♂} = MM$; $\text{♀} = Mm$ einführen (vergl. S. 221) und erhalten dann:

$$\text{Goldsprenkel } \text{♂} = \frac{x}{x} \frac{sM}{sM}; \text{ ♀} = \frac{x}{x} \frac{sM}{sm},$$

$$\text{Silbersprenkel } \text{♂} = \frac{x}{x} \frac{SM}{SM}; \text{ ♀} = \frac{x}{x} \frac{SM}{sm},$$

$$\text{Chamois } \text{♂} = \frac{X}{X} \frac{sM}{sM}; \text{ ♀} = \frac{X}{X} \frac{sM}{sm}.$$

Bei der Kreuzung von Silbersprenkel und Chamois treffen S und X zusammen. Es müssen weiße Hühner entstehen, die im Versuch auch den zahlenmäßigen Erwartungen gemäß gefunden wurden. Der Verhinderungsfaktor für schwarzes Pigment macht sich auch bemerkbar, wenn man eine Chamoishenne mit einem braunen Italienerhahn kreuzt. Punnett und Pease erhielten sieben Küken mit hellen, rötlich gefärbten Dunen, von denen ein Hahn mit ziemlich viel unregelmäßig im Gefieder verteiltem Gold aufgezogen wurde. Schwarzes Pigment fehlte, unterdrückt durch den von der Mutter eingeführten Verhinderungsfaktor.

Nicht so sicher ist die Existenz des von Sturtevant (152) angenommenen Faktors P bei seinen Columbia Wyandotte \times Braune Italiener Kreuzungen. Es soll die Ausbildung des schwarzen Pigmentes in Brust- und Flügeldecken des Männchens sowie die schwarzen Flecken und die lachsfarbene Brust (?) des Weibchens unterdrücken. Die Versuchsergebnisse sind jedoch sehr kompliziert und zwingen Sturtevant zu der Annahme von fünf Faktoren, mit deren Hilfe er auch noch nicht einmal das Versuchsergebnis einwandfrei deuten kann.

3. Schwarze Federfärbung.

Viele Hühnerrassen sind einheitlich schwarz gefärbt. Federzeichnung und sexueller Färbungsdimorphismus ist natürlich damit ganz geschwunden. Die melanistische Färbung ist, wie Davenport (33, 34) als erster gezeigt hat, ein dominantes epistatisches Merkmal, abhängig von einem Verdunklungsfaktor, den er mit N (negro) bezeichnet hat. Genau wie die weißen Italiener besitzen die schwarzen Hühner Gene für Färbung und Zeichnung, die wir nicht sehen können, da sie von N überdeckt werden. Davenport (34) kreuzt schwarz Minorka (oder Spanier) mit weißem Seidenhuhn und erhielt eine schwarze F_1 -Generation. Die Heterozygoten zeichnen sich dadurch aus, daß bei den erwachsenen Hühnern Hals, Sattelbehang und Schulterfedern rot werden und dadurch dem rot-schwarzen Bankivahuhn ähneln, wenn sie auch nicht dessen Färbungsintensität erreichen. In der F_2 -Generation traten dann schwarze, weiße und bankivafarbige Hühner auf, ungefähr im Verhältnis von 9:4:3. Hiernach müßte sowohl das Seidenhuhn wie die Minorka einen kryptomeren Faktor für die Bankivazeichnung besitzen (Davenport bezeichnet diesen Faktor mit J (vgl. S. 188)). Beim Seidenhuhn kommt er nicht zur Wirkung wegen des fehlenden Farbfaktors, beim Minorka wird er verdeckt durch den melanistischen Faktor N.

Daß Schwarz epistatisch über Bankivafärbung ist, zeigt ferner Davenports (34) Kreuzung von schwarzen Cochin-Zwergen \times schwarz-roten Kämpfern. Da die F_2 -Generation nicht gezogen wurde, läßt sich die Berechtigung von Davenports Ansicht, daß der im Cochin vorhandene Faktor J ein anderer sei wie bei Minorka nicht beurteilen. Davenport kommt zu dieser Vermutung hauptsächlich auf Grund seiner Kreuzung von schwarzen \times rot-braunen Cochins. Die F_1 -Hähne sind hier schwarz mit bankivaähnlicher Zeichnung, aber mit roter, anstatt mit schwarzer Brust. — Wahrscheinlich wird die Bankiva-Färbung überhaupt nicht durch einen einzigen Faktor bedingt, wie schon auf S. 188 hervorgehoben wurde.

Die Kreuzungen von Hurst (93) mit schwarzen Hamburger Hühnern, namentlich schwarz Hamburg \times rot Cochin steht mit Davenports Arbeit in vollster Übereinstimmung. —

Die gleichmäßig schwarze Färbung der Federn kann in zweifacher Weise abgeändert werden. Erstens durch die Sperberung und zweitens durch die sogenannte „blaue“ Färbung.

Die Sperberzeichnung, wie sie bei den Dominikanern, den Plymouth-Rocks und vielen anderen Rassen gezüchtet wird, beruht auf einem dominanten geschlechtsgebundenen Faktor, der auf das schwarze Pigment, und anscheinend nur auf dieses einwirkt. Er veranlaßt, daß graue mit schwarzen Bändern regelmäßig abwechseln. Spillmann (151), der Plymouth Rocks mit Langshan σ^7 kreuzte, hat als erster die geschlechtsgebundene Vererbungsweise erkannt. Genauer bearbeitet wurde der Fall von Goodale (56, 57), Morgan und Goodale (110) und Pearl und Surface (123, 124). Er ist als Beispiel für geschlechtsgebundene Vererbung in vielen Lehrbüchern angeführt (vergl. S. 229).

Als eine Modifikation der gleichmäßig schwarzen Färbung ist schließlich die blaue Federfärbung anzusehen. Bei einigen Hühnerrassen, namentlich bei den Andalusiern, den Orpingtons, den Bredas und einigen andern mehr, kennen wir einen bei Züchtern sehr beliebten Schlag. Die blaue Färbung beruht auf einer besonderen Verteilung des schwarzen Pigmentes innerhalb der Feder. Nach Lippincott (105, 106) fehlt das Pigment in den Enden der Radien und den Radioli. In den pigmentierten Teilen ist es häufig zu Klumpen geballt, so daß in jener Zelle ein, verglichen mit den schwarzen Federn, großer pigmentfreier Raum bleibt. Außerdem sind die Pigmentkörnchen in der blauen Feder meist rund, in der schwarzen dagegen länglich.

Die Art der Entstehung der blauen Rassen und Vererbung ist wohl nach den grundlegenden Versuchen von Bateson und Punnett (3, I, 8) ziemlich allgemein bekannt. — Schwarze Andalusier mit weißen, leicht blau gesprenkelten gekreuzt, ergeben eine blaue F_1 -Generation. Werden die blauen unter sich gepaart, so züchten sie, sehr zum Bedauern der Liebhaber, nicht rein, sondern spalten auf in Schwarze, Blaue und Weiße, ungefähr im Verhältnis 1:2:1 (Bateson und Punnett erhielten 41:78:39). Weiß \times Blau ergibt Blau und Weiß (34:20), Schwarz \times Blau ergibt Blau und Schwarz (43:36). Die Schwarzen und die Weißen in Reinzucht züchten rein.

Die einfache Annahme von Bateson und Punnett, die Vererbung der blauen Farbe als bedingt durch ein Faktorenpaar und die F_1 -Tiere als Mosaikbastarde von Schwarz und Weiß zu erklären, muß man wohl nach den neueren Untersuchungen fallen lassen. Goldschmidt (52) hat als erster eine andere Interpretation gegeben. Er läßt zwei Faktorenpaare im Spiel sein. Einen Entfaltungsfaktor Q, dessen Anwesenheit bei der schwarzen Rasse ihre volle Pigmentierung bedingt. Er fehlt der weißen, die ihrerseits einen nur ihr zukommenden Mosaikfaktor M, der das Pigment in der eben erwähnten Weise verteilt, besitzt. Die Faktoren Q und m, sowie q und M

müssen absolut gekoppelt sein. Die Annahme von zwei absolut gekoppelten Faktoren scheint auf den ersten Blick nur den Vorteil vor der alten Batesonschen Erklärung zu bieten, daß der Begriff des Mosaikbastards vermieden wird. Untersuchungen von Hagedoorn (83) und Lippincott haben dann aber in der Folge gezeigt, daß die 2-Faktoren-Hypothese weitere Vorteile bietet.

Hagedoorn wendet sich gegen Batesons monofaktorielle Erklärung, auf Grund einer Kreuzung von blauen Hühnern mit den rezessiv weißen Wyandottes, bei der er 50 blaue und 50 schwarze Tiere erhielt. „Blau“ dominiert also über „Schwarz“, oder anders ausgedrückt, die Blauen besitzen ein Gen mehr wie die Schwarzen, das natürlich nur von seiten der weißen Eltern herkommen kann (und identisch ist mit dem Goldschmidtschen Gen M). Interessant ist auch die von Hagedoorn ([83] S. 148) gemachte Angabe eines Falles von geschlechtsgebundener Vererbung der Blaufärbung bei der Witkuiven (Polen) Hühnerrasse. Ein blaues Weibchen \times einen schwarzen Hahn soll schwarze Weibchen und blaue Männchen ergeben. Auch diese Beobachtung, die hoffentlich noch einmal näher nachgeprüft werden wird, spricht für eine bifaktorielle Vererbung.

Weitere Klarheit haben die Untersuchungen Lippincotts (105, 106) gebracht, der sich der theoretischen Auffassung Goldschmidts anschließt, nur daß er andere Symbole für die beiden im Spiele befindlichen Faktorenpaare einführt (E = Extensionsfaktor bei der schwarzen Rasse, R = Restriktionsfaktor bei der weißen). Besonders dankenswert ist der Hinweis Lippincotts, daß die schmutzig weißen Andalusier nicht, wie ursprünglich von Punnett angegeben, schwarz, sondern blau gespritzt sind. Auch Lippincott kreuzte blaue und blaugespritzte, d. h. weiße Andalusier mit rezessiv weißen Rassen (Wyandottes und Plymouth Rocks). Seine Resultate stimmen sehr genau mit den theoretischen überein. Er zeigte ferner, daß man ebenfalls blaue Tiere erhält, wenn man die schwarzen Andalusier durch eine andere schwarze Rasse, z. B. schwarz Langshan ersetzt. Mir scheint daher, als ob der Faktor E nach Lippincott oder Q nach Goldschmidt identisch ist mit dem auf S. 194 erwähnten Faktor N für totale schwarze Pigmentierung. Die anderen blauen Rassen, wie die Bredas (Bateson [8]), die Orpingtons (Lippincott) und die hin- und wieder beobachteten blauen Italiener (Davenport [33], Lippincott [106]) verhalten sich genau ebenso wie die Andalusier.

4. Gelbe-rotbraune Färbung.

Die gelben, roten und rotbraunen Rassen sind ebenfalls ziemlich homogen gefärbt. Etwas schwarz ist immer im Gefieder enthalten, bei den Hähnen reichlicher als bei den Hennen. Hierin besteht der einzige sexuelle Färbungsdimorphismus. Auch die rote Färbung scheint auf einem dominanten, aber anderen Zeichnungsfaktoren (mit Ausnahme von Weiß und Schwarz) epistati-

sehen Faktor zu beruhen, der von Davenport (34) als Superxantistischer Faktor X bezeichnet wird. Ausgeführt wurde eine Seidenhuhn \times buff Cochins-Kreuzung. Die F_1 -Generation ist von heller, etwas „verwaschen“ rotbrauner Farbe, die Bankiva-Zeichnung macht sich namentlich am Schwanz und Sattelband der Hähne bemerkbar. In der F_2 -Generation treten weiße, rotbraune und bankivafarbige in Zahlenverhältnissen, die der Annahme von drei Faktoren entsprechen, auf.

Das Schwarz im Gefieder der Cochins usw. ist augenscheinlich abhängig von einer größeren Anzahl gleichsinnig wirkender Faktoren (Dunn). Selektion kann daher das Schwarz herabmindern oder verstärken.

5. Federzeichnung.

Ein weites und bisher noch recht unerforschtes Gebiet ist dasjenige der Federzeichnung. Über ihr Zustandekommen wissen wir sehr wenig, sie wird aber wohl, wie Haecker (80, 81) meint, in der Wachstumsordnung der Federkeime begründet sein. Sie kann streng rhythmisch bedingt sein, wie z. B. die Sperberzeichnung, oder es können sehr komplizierte Wachstumsvorgänge zugrunde liegen. Dementsprechend weist die Mendelanalyse geringe oder sehr große Schwierigkeiten auf. Als Grundtypus ist unzweifelhaft die helle Säumung und Strichelung des Bankivahuhns anzusehen, welcher, da sie dem Hahne fehlt, der Wert eines sekundären Geschlechtsmerkmals zuzusprechen ist. Die anderen Federzeichnungen, von denen ich als besonders typisch die gewellte Feder der Brahmahenne, die dunkle Säumung der Sebrights, die gesprenkelte und gelackte Feder der Hamburger hervorhebe, sind zweifelsohne alle auf den Grundtyp zurückzuführen, denn zwischen den einzelnen Typen bestehen Übergänge, so daß die Federn nicht immer leicht zu klassifizieren sind. Die schon erwähnte Sperberung hingegen schließt sich dieser Reihe nicht an, wie bereits Punnett, Bailey und Pease (143 bis 146) erkannt haben. Sie ist augenscheinlich eine von melanistischen Hühnern sekundär erworbene Eigenschaft. Das zeigt am besten das Verhalten von gesperberten und andersartig gezeichneten Hühnern zu schwarzen Rassen. Während die Sperberung dominant zu einfach schwarz, ja gerade nur auf schwarzes Pigment einwirkt, werden alle andern Federzeichnungen von dem epistatischen Schwanz verdeckt. Denn nicht nur die unscheinbare Zeichnung der rebhuhnartigen Rassen verschwindet bei Anwesenheit eines schwarzen Faktors, sondern auch die viel ausgesprochenere Sprenkelzeichnung der Hamburger, von Punnett und Pease durch Kreuzung mit schwarzem Langshan nachgewiesen. Es haben also Sprenkelung und Sperberung trotz gewisser Ähnlichkeit nichts miteinander zu tun. Es ist daher ein Irrtum, wenn Lefèvre (103) die getupfte Feder (spangling) der Hamburger, die der gesprenkelten nahe verwandt ist, als ein geschlechtbegrenztes Merkmal bezeichnet. Wenn er bei seinen Versuchen, Kreuzungen von Hamburger

Silber-Lack \times Br. Italiener ein verschiedenes Ergebnis erhielt, je nachdem die Tupfung durch den Hahn oder die Henne eingeführt wurde, so liegt das nicht an der geschlechtsbegrenzten Vererbung des Faktors für die Zeichnung, sondern an der Anwesenheit des Verhinderungsfaktors für gelbes Pigment (vgl. S. 191), der ja geschlechtsgebunden und natürlich auch bei den Bastarden wirksam ist. Hätte Lefèvre mit Hamburger Goldlack gearbeitet, würde er nichts von einer geschlechtsgebundenen Vererbung gemerkt haben. Punnett und Pease haben weitere Untersuchungen über das Verhältnis von Sprengelung und Sperberung zueinander in Aussicht gestellt.

Was nun das genetische Verhalten der übrigen Zeichnungstypen zueinander betrifft, so finden wir nur wenig Angaben. Davenport (33) stellte die Dominanz des hellen Schaftstriches, einem Merkmale der Bankivahennen, bei einer Tosa \times dunkel Brahmakreuzung fest. Desgleichen ist die Zeichnung der Brahmahennen dominant. — Morgans Kreuzungen zwischen Sebrights und Kämpfern erweisen die Dominanz der gesäumten Federzeichnung, Lefèvres Versuche diejenige der gelackten oder getupften Feder über den einfacheren Bankiva-Typus.

Pearl und Bering (119) haben einige physiologische Beobachtungen über die Federzeichnung veröffentlicht. Sie zeigten, daß zwischen zwei Mausern ein Follikel hintereinander maximal dreimal eine Feder hervorbringen kann, dann aber erschöpft ist und erst wieder durch die Mauser reaktiviert wird. Die für die Feder typische Sperberung (Pearl arbeitete mit Plymouth Rocks) wird immer wieder hervorgebracht, jedoch beim zweiten und dritten Regenerat in deutlich gestörter Weise. Als Arbeitshypothese nimmt Pearl an, daß dem Zeichnungsfaktor in jedem Follikel nur eine genau begrenzte Menge von Material zur Verfügung steht und daß, wenn diese verbraucht ist, die Zeichnung verloren geht.

Komplizierter werden die Resultate von Zupfversuchen, wenn mit Tieren gearbeitet wird, die eine größere Anzahl von farbbestimmenden Genen besitzen.

W. Schulz (148) rupfte einem Hahn, der gelb und schwarz-weiß gesperbert war und wahrscheinlich aus einer Orpington \times Plymouth Rock-Kreuzung stammte, die Federn von der linken Seite an Kopf und Hals aus. Nach einem Monat wuchs die Befiederung wieder nach, aber das Gelb, das ursprünglich in den Halsfedern vorgeherrscht hatte, war fast ganz geschwunden, die Federn waren so gut wie völlig schwarz und weiß und hatten gleichzeitig „die lang und spitz zulaufende Form verloren und waren kürzer und breiter (also hennenartig) geworden“. Bei der nächsten Mauser erhielt der Hahn überall wieder seinen ursprünglichen Behang. Da die Wiederholung des Versuches nur bei schlecht ernährten Hähnen gelang, scheint mir ein Einfluß der Ernährung auf Form und Zeichnung der Federn sehr wahrscheinlich gemacht zu sein.

6. Farbe des Dunengefieders.

Die Färbung des Dunenkleides weicht fast immer von derjenigen des ausgebildeten Gefieders ab. Meistens kann man jedoch die Einteilung in die zu erwartenden Farbklassen schon an den Küken vornehmen, doch sind uns auch Fälle bekannt, wo Vögel mit sehr verschieden gefarbttem Dunengefieder sich im erwachsenen Zustand nicht mehr voneinander unterscheiden lassen. — Im allgemeinen kann man wohl sagen, daß dieselben Gesetze, welche die Pigmentierung der Federn überhaupt beherrschen, auch bei dem Dunengefieder zum Ausdruck kommen. Dies gilt namentlich vom rezessiven und dominanten Weiß, von einfarbig Schwarz (Punnett und Bailey (143) Leghorn \times Langshan, schwarz ist dominant über braungestreift) und Rot. Da fast jede, im vorigen Abschnitt zitierte Arbeit auch Mitteilungen über die Färbung der Küken enthält, sei hier auf diese verwiesen und nur einige Fälle von besonderem Interesse seien kurz hervorgehoben.

Die Küken aller rebhuhnfarbigen Rassen besitzen einen dunkelbraunen Streifen über Kopf und Rücken (Bankiva-Typus). Das Verhalten des braungestreiften Dunenkleides ist namentlich bei den englischen Kämpfern gut untersucht worden. Die Küken der schwarzbraunen Kämpfer sind ziemlich einheitlich dunkelbraun gefärbt, diejenigen der goldhalsigen (bankivafarbig) Kämpfer besitzen den braunen Streifen, goldhalsige Malayen haben ein ziemlich gleichmäßig hellbraunes Dunenkleid. Nach Bateson und Punnett (8, 9; Rep. III, S. 21) und Rep. IV, S. 33 ist braunschwarz dominant über braungestreift und hellbraun; braungestreift über hellbraun. Abweichend hiervon stellte Hagedoorn (82) durch Kreuzung von bankivafarbigem mit schwarzbraunen Kämpfern fest, daß das Merkmal braun gestreift dominant ist und sich geschlechtsgebunden vererbt. Bankiva-Weibchen mit schwarzbraunen Männchen ergibt 50 % gestreifte und 50 % ungestreifte Küken. Die ersten sind die Hähne, die zweiten die Hennen.

Eine genauere Analyse der Dunenfarben haben kürzlich Punnett und Bailey (143) für eine Hamburg \times Schwarz Langshan-Kreuzung gegeben. Die goldgesprenkelten Hamburger besitzen ein hell goldenes Dunenkleid. Die F_1 -Generation ist homogen schwarz wie die Langshans. In F_2 treten schwarze (36), braungestreifte (31), schokoladenfarbige (50) und hell goldene (16) Küken auf. Die schwarzen Küken werden zu schwarzen Hühnern, die goldenen zu Goldsprenkeln, die braunen zu verschiedenen abgetönten braunen. Die schokoladenfarbigen Küken entwickeln sich zu etwa $\frac{1}{3}$ schwarz, $\frac{2}{3}$ zu Goldsprenkeln, so daß man, bei Aufteilung der schokoladenfarbigen $1:3 = 9$ schwarz und $80 = 7$ nicht schwarze erhielt. Diese Zahlen lassen darauf schließen, daß den Hamburgern zwei Faktoren, die für schwarze Pigmentierung nötig sind, fehlen. Eine Kreuzung von $F_1 \times$ Hamburger bestätigt die Vermutung.

b) Mesodermale Pigmentierung.

Einige Hühnerrassen, die Seiden- und Negerhühner, sind gekennzeichnet durch eine starke Ablagerung von schwarzem Pigment in den mesodermalen Geweben. Die Epidermis selbst ist pigmentfrei, dennoch erscheint die Haut schwarz, da überall das schwarze Pigment durchschimmert. Sehr viele Chromatophoren sind im Peritoneum und in der Pia mater, desgleichen auch im Periost, Perichondrium und Perineurium, so daß Muskeln und Knochen gleichfalls tief schwarz erscheinen (Kuklensky [99]). — Bateson und Punnett (5, 10) haben die Seidenhuhnpigmentierung zu einer sehr interessanten genetischen Studie benutzt (vergl. S. 230). Sie kreuzten dieselben mit braunen Italienern, und wiesen nach, daß die schwarze Pigmentierung abhängig ist von einem einzigen mendelnden Faktor; die Italiener besitzen aber einen geschlechtsgebundenen Verhinderungsfaktor, dessen einmalige Anwesenheit genügt, um die Pigmentbildung wesentlich herabzumindern. F_1 -Tiere sind daher nicht tiefschwarz, sondern grau. Andere Hühnerrassen, wie rosenkämmige Bantams (Bateson), Spanier (Darwin [32]) und Strupphühner (Davenport, 33) fehlt dieser Verhinderungsfaktor, infolgedessen sind die F_1 -Bastarde schwarz wie die Seidenhühner. — Cunningham (29), der ebenfalls mit Seidenhühnern arbeitete, übt eine Kritik an Batesons Versuchen und bezweifelt eine Vererbung nach den mendelschen Regeln. Seine Versuche, ebenso wie diejenigen von Lotsy und Kuiper (106b) machen jedoch nur wahrscheinlich, daß den Bankivahühnern mit denen sie arbeiteten der Verhinderungsfaktor für mesodermale Pigmentierung fehlt. Gegen die richtige Interpretierung der Batesonschen Versuche liefern sie kein Beweismaterial.

c) Färbung der Iris.

Bei den Hühnern kann man drei Haupttypen der Irisfärbung unterscheiden (Davenport [33], Bond [15]). Erstens, das Perl-Auge der Malayen-Gruppe. Nach der histologischen Untersuchung von Bond enthält die vordere Iris kein Pigment, aber anstatt dessen farblose, opake Granula, die das Licht reflektieren. Das Perl-Auge ist rezessiv zum roten Auge, wie wir aus Davenports Kreuzung von weißem Italiener (rot) \times dunkel Brahma (hell) ersehen. — Das orangefarbige (rote) Auge, das wir auch bei den Wildhühnern finden, zeigt den nächsten Grad der Pigmentierung. Es existieren hier zwei Typen, bei den einen ist die Pigmentierung auf das Bindegewebe um die Kapillaren und Muskeln beschränkt, bei den andern (z. B. Dorkings und Orpingtons) enthalten die Muskelzellen selbst Pigment. — Drittens kennen wir braune und schwarze Augen, die meistens bei dunkel befiederten Rassen auftreten. Braun und schwarz ist dominant über orange und perlfarbig. Davenport (06, S. 35) berichtet von einer Ausnahme dieser Dominanz.

Der Bastard aus einer Brahma (helles Auge) \times Minorka- (schwarzes Auge) Kreuzung hatte gelbliche Augen nur mit Spuren von rötlich-braunem

Pigment. Wir können jetzt wohl diesen Ausnahmefall erklären. Bond und Punnett (144 S. 280) berichten von einem geschlechtlichen Dimorphismus der Augen- und der Fußfarbe. Die Bastarde zwischen Perl- oder orange-farbigem Augen einerseits, schwarzen Augen andererseits, sind im weiblichen Geschlecht schwarzäugig, im männlichen Geschlecht werden sie nach erlangter Geschlechtsreife helläugig. Punnett und Bailly führen den sexuellen Unterschied auf einen geschlechtsgebundenen Verhinderungsfaktor zurück. Es scheint mir jedoch eher wahrscheinlich, daß es sich um ein geschlechtsbegrenztes Merkmal handelt.

Eine Sonderstellung nimmt schließlich noch nach Bond das Auge der Seidenhühner ein, das eine doppelte Lage von Pigmentzellen besitzt: schwarzes Pigment verdeckt das orangefarbige.

Die beiden Merkmale, schwarzes und orange Pigment, hängen von je einem Faktor ab. fünf Seidenhennen mit einem perläugigen alt-englischen Zwerg Kämpfer gekreuzt gaben eine F_1 Generation, deren Hähne helle und deren Hennen dunkle Augen hatten. Hier wirkt augenscheinlich wieder der geschlechtsgebundene Verhinderungsfaktor für mesodermales Pigment (vergl. S. 208). Die F_2 -Generation bestätigt die Annahme zweier getrennt mendelnder Faktoren. Es scheint mir, als ob derjenige Faktor, der die Ablagerung des schwarzen Pigments in der Iris bedingt, identisch ist mit demjenigen, der die schwarze Färbung des Unterhautbindegewebes veranlaßt.

d) Fuß- und Schnabelfärbung.

Nach Davenport (33) unterscheidet man bleigraue (willow), schwarze, gelbe und weiße (fleischfarbige) Füße, wobei bleigrau als die ursprüngliche Färbung anzusehen ist. Allem Anschein nach sind sowohl Lipochrome als Melanine an der Entstehung der Fußfärbung beteiligt, denn nach Ladebeck (100) gehört das in rundlichen Tropfen oder in größeren Klumpen an der Grenze zwischen Epidermis und Corium abgelagerte gelbe Pigment der Italiener zu der Klasse der Lipochrome. Andererseits beschreiben Morgan und Goodale (110) wie die Fußfarbe der F_1 - und F_2 -Generation bei der Kreuzung von Plymouth Rocks und Langshan durch das melanotische Pigment beeinflusst wird, welches bei den schwarzen Tieren auf die Beine übergreift, bei den gesperberten die Beine freiläßt. Der Sperberungsfaktor verhindert also die Ausdehnung des schwarzen Pigments und es wird hierdurch eine Bindung zwischen Geschlecht und Fußfarbe vorgetäuscht. — Die beiden, auf den Lipochromen beruhenden, allelomorphen Pigmente in der Morgan-Goodaleschen Kreuzung sind grau (Langshan) und gelb (Rock). Grau erweist sich als dominant.

Einen weiteren hierher gehörigen Fall beschreiben Punnett und Bailey (144). Der auftretende geschlechtliche Dimorphismus ist schon oben erwähnt und erörtert worden. Auch bei Davenports (33) Minorca \times Houdan-Kreuzung ist wohl die „Dominanz“ der schwarzen Füße über die weißen der

Houdans auf die Ausdehnung des schwarzen Melanins zurückzuführen; denn der weiße Fuß, der wohl einen Verhinderungsfaktor für (gelbes) Lipochrom besitzt (dominantes Weiß) ist nach demselben Autor (31) dominant über gelb. Nicht übereinstimmend mit Morgan und Goodales Feststellung der Dominanz von Grau über Gelb ist Davenports Versuch XII Leghorn (gelb) \times Kämpfer (blaugrau), der Dominanz von gelb wahrscheinlich macht, und Versuch X (06) dunkel Brahma (gelb) \times Tosa (grau), wo alle $\sigma\sigma$ gelbe, alle $\varnothing\varnothing$ graue Füße zeigen. Es wurde nur die F_1 -Generation gezogen und läßt sich daher nichts Definitives über die hier beteiligten Faktoren sagen.

Die Schnabelfärbung scheint durchweg mit derjenigen der Beine übereinzustimmen und ebenfalls von Lipochromen und Melaninen abhängig zu sein. Angaben finden sich hauptsächlich bei Davenport (33).

e) Färbung der Eierschalen.

Die Eischalenfarbe der Haushühner schwankt zwischen rein weiß und rötlich-braun. Die Versuche über die Färbung der Eier interessieren uns namentlich, weil sie zum Beweis der von A. v. Tschermak (158, 159) aufgestellten Hypothese der tierischen Farbgenen und der Färbungstelegonie herangezogen worden sind, einer Hypothese, über die sicherlich noch nicht das letzte Wort gesprochen worden ist. — Es ist bekannt, daß Tschermak bei seinen Versuchen mit Fringilliden einen direkten Einfluß des väterlichen Sperma auf die Färbung der F_1 -Eier fand. Ein Kanarienvögelchen, das bei artgleicher Befruchtung Eier mit unscharfer hellbrauner Färbung legt, liefert nach Kopulation mit einem artfremden Fringilliden-Männchen Eier mit für die Art des Männchens charakteristischen braunen Abzeichen. Tschermak führt die Abänderung auf eine Beeinflussung der weiblichen Zellen, die die Eipigmentierung besorgen, durch die in dem Genitalapparat befindlichen überzähligen Spermatozoen zurück (extraovale Xenienreaktion). Zur Erhärtung seiner Fringilliden-Versuche führt Tschermak die älteren Angaben von Nathusius und Kutter, sowie die Arbeit von Holdefleiss (92) über Xenienbildung bei der Kreuzung von Plymouth Rocks (braune Eier) und Italienern (weiße Eier) an. Eine größere Anzahl von eigenen Hühnerkreuzungen haben das gleiche Ergebnis, sie zeigen ferner die Existenz einer Nachdauer der Verfärbung der Eier (Telegonie).

Walter (162), der sich mit dem gleichen Problem in seiner Arbeit über „den Einfluß der Rassenkreuzung auf Gewicht, Form, Glanz und Farbe der Hühnereier“ beschäftigt, lehnt für die ersten drei Merkmale den Einfluß des Hahnes vollkommen ab. Nur wenig Material liegt zur Beurteilung der Farbgenen vor, bei einem Versuch scheint ihm eine Beeinflussung nicht ausgeschlossen zu sein.

Durchaus gegen die Beeinflussung der Eifarbe durch den die Henne befruchtenden Hahn sprechen sich Punnett und Bailey (144) auf Grund

ihres reichen experimentellen Materials aus, und ich halte es daher noch für verfrüht, die Versuche mit Hühnern als Beweise für Tschermaks Theorie anzuführen.

Die oben erwähnte Arbeit von Punnett und Bailey ist der erste Versuch einer Analyse der Erbfaktoren, die an der Farbgebung der Eischalen beteiligt sind. In der älteren Literatur finden wir nur die Angabe von Hurst (93), daß bei einer Hamburg-Cochin-Kreuzung die F_1 -Eier legten, die in der Farbe etwa intermediär zwischen den weißen und braunen der Elternrassen waren. Punnett und Bailey benutzten als weißschalige Rassen die Italiener und Hamburger, als braunschalige Rassen Langshans. Auf Grund der F_2 Analyse kommen sie zu der Überzeugung, daß braune Eischale abhängig ist von einem Hauptfaktor und von einem oder mehreren weniger wirksamen Faktoren. Alle die Färbung verstärkenden Faktoren sind in der Langshan Rasse im homozygoten Zustand enthalten, fehlen hingegen den beiden anderen, weißschaligen Rassen. Es ist auf Grund dieser Annahme klar, daß die F_2 -Hennen sehr verschieden gefärbte Eier legen¹⁾. Über den Zusammenhang von Eifärbung und Neigung zum Brüten, welche Frage den Ausgangspunkt für die Untersuchungen Punnetts bildete, soll an anderer Stelle (S. 219) referiert werden.

II. Federbau.

Vom Bankiva-Typus weichen hinsichtlich ihrer Befiederung manche Haushühnerrassen erheblich ab. Es kann der Bau und die Form der Feder verändert sein, wie z. B. beim Seiden- und Strupphuhn.

Bei dem Seidenhuhn ähnelt der Bau der Feder weitgehend dem Dunen-gefieder. Die Konturfedern z. B. bestehen aus einem auffallend dünnen Schaft mit sehr langen Rami. Die Rami sind häufig, wie sonst bei keiner anderen Feder, gegabelt und stehen nicht in einer Ebene. Sie sind mit ebenfalls langen und regellos angeordneten Radien besetzt, an denen die Radioli fehlen oder doch nur durch kleine Anschwellungen angedeutet sind. Die so gebauten Federn bilden natürlich keine geschlossene Fahne und machen einen flaumigen Eindruck. Die Remiges und Rectrices sind noch am wenigsten verändert, ebenso ist der untere Teil der Schwingen und der Deckfedern wie bei einer normalen Feder gebaut.

Das ganze Gefieder ähnelt etwas dem Haarkleid langhaariger Säuger (So wurden im 18. Jahrhundert in Brüssel die Seidenhühner als eine Kreuzung zwischen einem Kaninchen und einer gewöhnlichen Henne ausgestellt.) Die Seidenhühner sind eine sehr alte Rasse, sie wurden schon im 13. Jahrhundert von Marco Polo in Asien beobachtet. — Als gelegentliche Mutation scheint Seidenfedrigkeit auch jetzt noch in normalfedrigen Rassen

¹⁾ Neuere Versuche von Hurst (94) ergaben im wesentlichen die gleichen Resultate.

aufzutreten. Am sichersten ist die Beobachtung von Sarah Jones (96), die ein Seidenhuhn in einer größeren Zucht von braunen Italienern fand, bei der mit fast absoluter Sicherheit keine Einkreuzung mit Seidenhühnern je stattgefunden hatte. Noch andere Autoren berichten von dem gelegentlichen Auftreten der Mutation, so Bement, Tegetmeyer, Wright und in neuerer Zeit noch Lippincott bei Buff Cochin Bantams, Platt bei Rhode Islands und Jackson bei weißen Wyandottes (zitiert nach Jones). Auch bei Wildhühnern ist die haarige Variation beobachtet worden, wie Bateson (4) von *Gallinula chloropus* nach einem Zitat von Gurney angibt.

Die ersten Beobachtungen über die Vererbung der Seidenfiedrigkeit wurden von Darwin und dann von Tegetmeyer gemacht und es ergibt sich aus ihnen, daß die Seidenfeder rezessiv zur normalen ist. Davenport (33) kreuzte Seiden- mit Strupphühnern. Die F_1 -Generation hatte gekrümmte, aber normal gebaute Federn; 25% von F_2 waren seidenfiedrig. Bateson und Punnett (7,8) mit größerem Material angestellten Versuche bestätigen die Annahme, daß wir es mit einer rezessiven-mendelnden Eigenschaft zu tun haben, Cunninghams (29), Bonhotes (17) und Lotsy-Kuipers (106^b) Versuche fügen keine neuen Einzelheiten hinzu.

S. Jones (96) arbeitete mit der von ihr beobachteten Mutation und kreuzte die seidenfedrige braune Italienerhenne mit einem weißen normalfiedrigen Italienerhahn. Auch die Mutation „seidenfedrig“ erwies sich als rezessives einfach mendelndes Merkmal. Die Seidenfiedrigkeit der Mutante ist also offenbar identisch mit derjenigen der alten Zuchtrassen. — Ob alle bisher erwähnten plötzlichen Erscheinungen der Seidenfiedrigkeit auf echte Mutation zurückzuführen sind, ist sehr fraglich. Wahrscheinlich hat meistens irgend eine Einkreuzung mit Seidenhühnern stattgefunden. Da das Merkmal rezessiv ist, kann es nur bei homozygoten Tieren in die Erscheinung treten und die Mutation kann nur beobachtet werden, wenn zufällig zwei Individuen zusammentreffen, die beide den mutierten Faktor besitzen.

Mit den Strupphühnern hat nur Davenport (33) gearbeitet. Sie sind wohl noch länger in Europa bekannt, als die Seidenhühner. Gekrümmte Federn, wie sie den Strupphühnern eigentümlich sind, kommen auch bei anderen Vogelarten vor. Haecker (81) vermutet, daß die Lockenfedern von gekrümmten Follikeln produziert werden. Davenport kreuzte Strupp mit Seidenhühnern, von 10 F_1 -Tieren waren 4 normal, 6 struppfiedrig. Lockenfedern sind demnach dominant, das benutzte Tier war aber heterozygot für das Merkmal.

Eine weitere Abweichung in der Befiederung, die sich allerdings nur auf einige wenige Federn bezieht, lernen wir in den abnorm verlängerten Sichel- und Sattelfedern der Yokohama- und Phönixhühner kennen. Die Sichel- und Sattelfedern können eine Länge von 3 m erreichen. Nach Davenports (33) Beobachtungen wachsen die Schwanzfedern eines Tosahuhnes 2—3 mm täglich, langsamer wie die Primärschwingen anderer Vögel, die in 24 Stunden bei

Plymouth Rocks 4 mm, bei Tauben sogar 7 mm wuchsen. Ihre Länge verdanken sie also einem lang anhaltenden Wachstum. Die physiologischen Ursachen des starken Längenwachstums kennen wir nicht. Cunningham (26) glaubte, angeregt durch die Angaben der Züchter, durch tägliches Zupfen an den Federn Erfolg zu haben, doch empfiehlt er zur Sicherheit an anderer Stelle die Stimulation des Federwachstums durch Ausreißen der Feder.

Da die nachwachsende Feder bei der nächsten Mauser nicht gewechselt wird, hat sie eine sehr lange Wachstumsperiode und kann daher sehr lang werden. Es ist daher begreiflich, daß man durch Ausreißen der Federn einen besonders langen Schwanz erzielen kann. Nicht geklärt wird durch Cunningham natürlich die Frage, wie die Fähigkeit der Follikel während langer Perioden zu produzieren, überhaupt zustande gekommen ist. Die Zupfexperimente wurden von Davenport wiederholt, jedoch ohne einen deutlichen Erfolg zu geben. Kreuzungen mit Cochins-Zwergen und dunklen Brahmas zeigten, daß die Langschwänzigkeit dominant vererbt wird, wenn auch der Heterozygote nicht einen ebenso langen Schwanz wie der Vater besitzt. Es ist also wohl eine quantitative Wirkung des Faktors anzunehmen. Ein ebenfalls gesteigertes Längenwachstum einzelner Federn, das Hand in Hand geht mit einem sexuellen Dimorphismus, lernen wir bei den Hauben- und Bartbildungen kennen. — Die Hauben können nur aus einigen wenigen längeren Federn bestehen, wie bei den Seidenhühnern oder mächtige dachförmige Federbüsche sein. Im letzteren Fall sind sie immer korreliert mit einer Mißbildung des Gehirns und Schädels, einer Hirnhernie, die vom stark gewölbten Schädeldach eingeschlossen ist. Die Haut, in der die Federfollikel liegen, ist besonders stark durchblutet. Klatt (98) suchte die Frage zu lösen, ob die Haube als Folge der stärkeren Blutzufuhr entstanden ist, oder ob umgekehrt die Haubenbildung das Primäre ist und die stärkere Blutzufuhr veranlaßt. Er transplantierte zu diesem Zweck Haut mit Haubenfedern auf den Hals einer nackthalsigen Hühnerrasse. Die Haube wuchs gut an, und es stellte sich eine stärkere Entwicklung von Blutgefäßen an der betreffenden Stelle ein.

Davenports Kreuzungsversuche haben gezeigt, daß die Haubenbildung nicht von dem gleichen Faktor, wie die Hirnhernie, mit der sie doch fast immer zusammen auftritt, bedingt wird. Hernie und Haube können im Kreuzungsexperiment voneinander getrennt werden. Haubenbildung ist ein dominantes Merkmal, wahrscheinlich abhängig von zwei oder mehr Faktoren. Dafür sprechen Davenports Versuche von 1907 und 1909 und ebenso Batesons Angaben (8), daß in F_2 Hauben auftreten können, die sehr viel größer sind, als bei beiden Eltern. —

Verlängerte Federn im Gesicht bezeichnet man als Bartbildungen (Becken und Kinnbart = Muff and beard). Wieder findet man (Davenport [33]) die Dominanz des verlängerten Federwachstums über den normalen Typus. Dasselbe gilt anscheinend im Gegensatz zu Batesons (8) Ansicht von den Federn der sogenannten Geierferse (Lotsy und Kuiper [106^b]).

III. Befiederung.

a) Fußbefiederung.

Die meisten Haushuhnrasen besitzen wie *Gallus bankiva* und die Familie der Gallinae überhaupt einen unbefiederten Fuß. Bei der Brahma- und Cochinchina-Gruppe, den Seidenhühnern, Faverolles und Langshan ist der Fuß aber mehr oder weniger stark befiedert, wie wir es ja auch bei anderen Vögeln, z. B. den Eulen, finden. Die Federn sind meist weich und daunig, an der Ferse, dem sogenannten Knie, aber, wenn vorhanden, steif und fittichartig nach hinten gerichtet. Sie werden dann als Geierferse (*vulture hock*) oder Stulpen bezeichnet.

Über die Fußbefiederung ist sehr viel gearbeitet worden. Die ältesten Vererbungsexperimente sind diejenigen von Hurst (93), der die Dominanz des Merkmals wahrscheinlich machte. Leider wurde von Hurst nicht absolute Individualzucht getrieben, sondern ein Hahn mit mehreren, wenn auch phänotypisch identischen Hennen gepaart, deren Nachzucht gemeinsam aufgezogen wurde. Daher lassen sich seine Ergebnisse für eine Faktorenanalyse nicht mehr recht verwerten. Cunningham (29) arbeitete mit Seidenhühnern \times Bankivahühnern. F_1 hatte befiederte Beine, in F_2 waren 9 befiedert, 1 ohne Federn. Ähnliche Zahlen geben Lotsy und Kuiper (106^b) an.

Am wichtigsten sind die Untersuchungen von Davenport (34), die 1918 von Punnett und Bailey (143) ergänzt und neu interpretiert wurden. Davenport hat ein großes Zahlenmaterial für Cochinchina-, Brahma- und Seidenhuhnkreuzungen untereinander und mit glattfüßigen Rassen beigebracht. Seine Untersuchungen erstrecken sich auf die F_2 -Generation und zahlreiche Rückkreuzungen mit den Eltern und F_1 -Tieren. Eine eindeutige Interpretation konnte Davenport nicht geben. Er glaubt, daß Fußbefiederung auftritt, wenn der Faktor fehlt, der bei normalen Hühnern Befiederung verhindert. Demnach wäre Fußbefiederung ein rezessives Merkmal.

Der ganze Fall liegt insofern sehr verwickelt, als Fußbefiederung eine Eigenschaft ist, die in verschiedenen Graden ausgebildet, also quantitativ schwer zu klassifizieren ist. Dazu kommt noch, daß wie Davenport sich ausdrückt, häufig unvollständige Dominanz auftritt, oder, wie wir heute sagen, ein Individuum phänotypisch federlos, genotypisch aber die Eigenschaft Fußbefiederung haben kann. Trotz dieser Schwierigkeiten ist Punnett zu einigermaßen klaren Resultaten gekommen. Seiner Erbformel fügt sich auch im großen und ganzen Davenports Zahlenmaterial gut ein. Nach Punnett, der mit Langshans arbeitete, ist Fußbefiederung das dominante Merkmal. Während aber nun bei den Langshan-Kreuzungen anscheinend nur ein einziger Faktor im Spiel ist, und homozygote sich von heterozygoten Tieren durch stärkere Befiederung unterscheiden, sind an der Fußbefiederung von Davenports Versuchstieren, den Cochins und Brahmas, zwei Faktoren, A und B, beteiligt. Dadurch kommt natürlich eine viel größere Variationsbreite der

Befiederung zustande. In der Tat stimmen die mit Hilfe dieser Annahme errechneten Zahlen weitgehend mit Davenports Versuchsergebnissen überein. Die Möglichkeit, daß manche Fälle, die weder durch die mono- noch durch die bifaktorielle Hypothese erklärt werden können, die Annahme eines Verhinderungsfaktors für Befiederung bei einigen unbefiederten Hähnen nötig machen, erwägt auch Punnett. Die Versuche von Bonhote (17), Seidenhuhn-Yokohama-Kreuzungen, scheinen ihm dafür zu sprechen. Doch sind die Zahlen (24 F_2 -Tiere) zu klein, um sichere Schlüsse ziehen zu können.

b) Federlosigkeit.

Unter den Haushühnern existiert eine Rasse, die sich durch einen vollständig unbefiederten Hals auszeichnet, die Siebenbürgener Nackthäse. Das Merkmal, nackter Hals, ist dominant über normal befiederten. Davenport (38) kreuzte nackthalsige Hühner, die von den Barbadoes stammten, unter sich und mit normalen Tieren. Im ersten Fall erhielt er $\frac{3}{4}$, im zweiten Fall $\frac{1}{2}$ der Nachkommen mit nackten Hälsen: die Versuchstiere waren also heterozygot für das dominante Merkmal, das Davenport als einen Verhinderungsfaktor für normale Befiederung bezeichnet, als ein „Anti-enzym, das dem Enzym entgegenwirkt, das normalerweise die Federbildung veranlaßt.“

IV. Vererbung der Kammformen.

Die Kämme der Hühner bestehen aus stark durchbluteten Integumentalfalten. Wie in der Gefiederfärbung die Abweichung vom Bankivatypus eine sehr große ist, so ist auch die Form der Kämme eine sehr verschiedenartige. Wir kennen neben dem wohl als Urtypus anzusprechenden einfachen gezackten Kamm, den Erbsen-, Rosen- und Walnußkamm, den Doppel-, Blätter- und Hörnerkamm. Dazu kommt noch, daß jede einzelne Kammform in den verschiedensten Abarten auftritt. Den klassischen Untersuchungen von Bateson und Punnett (5–9) verdanken wir, daß wir über die Vererbung der Kammformen besser unterrichtet sind, als über die meisten anderen Merkmale der Hühner. Wir kennen die Beziehungen der verbreitetsten Kammformen, des einfachen, Erbsen- und Rosenkammes zueinander. Da Batesons Untersuchung als Beispiel für eine bifaktorielle Vererbung in fast allen Lehrbüchern der Vererbung Aufnahme gefunden hat, kann ich mich hier auf eine kurze Wiedergabe der Tatsachen beschränken. — Der einfache Kamm wird bedingt durch einen Faktor S (single comb), der Erbsenkamm durch den Faktor P (pea comb), der Rosenkamm durch den Faktor R. S ist hypostatisch zu P und R. Die Formel SSpprr bedeutet also einfacher Kamm, SSPPrr Erbsenkamm, SSppRR Rosenkamm. Davenport (32) formuliert das Verhältnis von einfachem zu Erbsen- und Rosenkamm folgendermaßen. Er deutet den Erbsenkamm als einen Einfachen + 1 Faktor für seitliche

Kammanlage, den Rosenkamm als Einfach + 1 Faktor für zwei seitliche Kammanlagen.

Werden Erbsen- und Rosenkamm untereinander gekreuzt, so erhält man den Walnußkamm, SS_{Pp}Rr, eine heterozygote Form. Der aus der Kreuzung von Erbsen- und Rosenkamm entstandene Walnußkamm züchtet natürlich nicht rein, sondern spaltet auf in 9 Walnußkämme : 3 Rosenkämme : 3 Erbsenkämme : 1 einfachen Kamm, wie das in den Lehrbüchern wiedergegebene Batesonsche Schema veranschaulicht.

Die Aufspaltung beweist die Existenz des hypostatischen Faktors S in den Walnußkämmen und daß S, P und R keine Allelomorphe sind. Der Walnußkamm kommt bei einzelnen Rassen, so bei den Malayen vor. Innerhalb dieser Rassen ist das Auftreten eines Rosen- oder einfachen Kammes recht selten. Bateson glaubt, nach Prüfung von 20 Tieren, daß die Malayen meistens homozygot für P, also SSRrPP sind; sie können dann natürlich weder einfache noch Rosenkämme abspalten. Für eine Malayenhenne konnte jedoch auch die Kammform SSRrPp nachgewiesen werden, ein Beweis, daß in der Tat der experimentell neu erzielte und der bei Malayen schon lang gekannte Walnußkamm genetisch identisch sind.

So klar nun auch die Grundzüge der Kammvererbung sind, so gibt es doch noch manche Einzelheit, die noch nicht ganz geklärt ist.

Bei gewissen Kreuzungen entstehen „intermediäre Erbsenkämme“, d. h. Kämme mit einer stärkeren mittleren Falte und geringeren seitlichen Erhebungen. Der intermediäre Erbsenkamm ist nicht immer leicht von dem einfachen Kamm zu unterscheiden, so daß die Zahlenverhältnisse Erbsenkamm : einfacher Kamm verwischt werden können. Der intermediäre Erbsenkamm, der namentlich dann entsteht, wenn die Einkreuzung einer Rasse mit sehr hohem einfachem Kamm (wie Italiener oder Andalusier) stattgefunden hat, zeigt an, daß der Faktor S nicht ganz ohne Einfluß auf die Formbildung des Erbsenkammes ist. Der einfache Kamm ist ja durchaus nicht bei allen Rassen das gleiche Gebilde, sondern es gibt sehr verschiedene Typen und S wird wahrscheinlich eine Sammelbezeichnung für eine größere Anzahl von Faktoren sein. Erbanalytisch sind sie bisher noch nicht untersucht worden, doch gibt Pearl (111) eine biometrische Studie über die Variation der einfachen Kämme von Plymouth Rocks in bezug auf Fläche, Länge, Höhe und Spitzenzahl der Kämme. Pearl weist auch darauf hin, daß der einfache Kamm oft, und zwar häufiger beim Männchen als beim Weibchen auf jeder Seite zwei Erhebungen hat, die, noch stärker ausgebildet, den intermediären Erbsenkamm von Bateson ergeben würden.

Die Bredas haben praktisch genommen überhaupt keinen Kamm, sondern nur eine mit roter Haut ausgekleidete Vertiefung über der Wurzel des Oberschnabels. Bei den Hähnen deuten zwei einzige Papillen rechts und links von der Mittellinie den rudimentären Kamm an. Kreuzungen mit Bredas

dienten nun auf Anregung von Hurst zur Nachprüfung der oben besprochenen Batesonschen Formulierung. — Die Kreuzung mit einfachem Kamm ergab eine F_1 -Generation mit einem großen doppelten Kamm. Anscheinend besitzt also das Bredahuhn einen Faktor für doppelten Kamm (B), aber entbehrt denjenigen für Kambildung überhaupt. Das zeigt auch die Kreuzung mit Rosenkamm, aus der ein doppelter Rosenkamm in F_1 entsteht. Besonders interessant ist hier wieder die F_2 -Generation, bei der wieder doppelte und gewöhnliche einfache Kämmen entstehen.

Ähnliche Doppelbildungen des einfachen, Erbsen- und Rosenkammes fanden Hurst (93) und Davenport (33) auch bei Kreuzungen mit Houdans und Polen, zwei Rassen, die den sogenannten V-Kamm tragen, der möglichst klein ist und aus zwei deutlich getrennten Erhebungen (Hörnern oder manchmal Blättern) besteht. Davenport bezeichnet den Kamm, der bei der Kreuzung von einfachem Kamm \times V-Kamm entsteht, als Y-förmig, weil er vorn einfach, hinten gespalten ist. Die Erklärungen, die Davenport auf Grund seines ziemlich großen Kreuzungsmaterials (F_1 und F_2 -Generation) für die Vererbung der Kammformen gibt, sind nicht befriedigend. Sicherlich sind eine größere Anzahl von Faktoren im Spiel. Bateson und Punnett fanden den Y-Kamm als Mutation bei mehreren Nachkommen von Einfach-Kamm \times Rosen- und Walnußkammkreuzungen sowie einmal bei einer Einfach-Kamm Italiener \times [Italiener \times Walnuß-Indier]. Das genetische Verhalten dieser Mutanten konnte nicht geklärt werden.

Einige Besonderheiten sind noch beim Rosenkamm zu vermerken. Der Rosenkamm der Seidenhühner läuft nicht in eine einzige Spitze aus, sondern ist am Ende 3-geteilt. Bateson stellte fest, daß diese Form durch einen besonderen mendelnden Faktor bedingt wird, denn in F_2 aus einer Kreuzung mit Einfach-Kamm traten normale Rosenkämme auf bei denjenigen Individuen, die den Faktor für Rosenkamm aber nicht denjenigen für 3-Spaltung des hinteren Endes besaßen. Cunningham (29) bestätigt die Angaben und macht außerdem noch darauf aufmerksam, daß die Seidenhühner einen dominanten Faktor für verkürzten Kamm besitzen.

Sehr schwer verständlich sind die Kreuzungsergebnisse von einfachem \times Rosenkamm, über die Tschermak (160, 161) und Lotsy und Kuiper (106^b) veröffentlichten. Während ersterer einen Dominanzwechsel (Anlage-schwächung) bei reziproken Kreuzungen annimmt, glaubt Lotsy an eine Heterozygotie beim Seidenhuhn-Männchen in bezug auf Kammform, die nicht „mit Hilfe der gewöhnlichen mendelschen Regeln erklärt werden kann“ (vgl. auch S. 237 usw.).

Der Schlotterkamm.

Bei Rassen, die einen großen einfachen Kamm besitzen, wie die Italiener, Dorkings usw., fällt er bei der Henne nach einer Seite über. Die Lage des Kammes nach der linken oder der rechten Seite ist während des individuellen

Lebens konstant. Beim Männchen kann man die Fallrichtung des Kammes nur beim Embryo oder beim neugeschlüpften Küken bestimmen. Davenport (34) versuchte die Erblichkeitsverhältnisse des Kammfalles nach der rechten oder linken Seite zu analysieren. Er erhielt keine eindeutigen Beweise für eine Vererbung überhaupt, glaubt aber annehmen zu können, daß ein größerer Komplex von Faktoren die Erblichkeit bestimmt.

Färbung der Ohrlapfen.

Wir kennen Rassen mit weißen und mit roten Ohrlapfen. Letztere repräsentieren den ursprünglicheren, den Bankivahuhn-Typus. Nach Ladebecks (100) Untersuchung hängt die rote Färbung der Ohrlapfen wie auch der Kämme und des Gesichtes von der starken Durchblutung ab. Pigment ist nicht vorhanden. In den weißen Lappen ist das Corium sehr stark entwickelt und enthält keine Blutkapillaren. Außerdem sind schwach doppelbrechende zweiachsige Kristalle eingelagert, die die weiße Farbe verursachen. Davenports (33) und Batesons Untersuchungen erweisen, daß rot unvollkommen dominant über weiß ist. Bastarde zwischen roten und weißen Rassen besitzen rote Ohrlapfen mit etwas Weiß in der Mitte. Über die Aufspaltung in F_2 ist nichts bekannt.

In den weißen Ohrlapfen ist bei einigen Rassen (Italiener) etwas gelbes Pigment abgelagert, dessen Intensität proportional ist der Gelbfärbung von Beinen, Schnabel und Fett. Nach Untersuchungen amerikanischer Autoren Harris, Blakeslee, Warner, Kirkpatrick (13, 85) besteht eine Korrelation zwischen gelbem Pigment und Legetätigkeit der Hennen. Es scheint, als ob bei der Dotterbildung das gelbe Pigment verbraucht wird und daß man demnach sagen kann, je weniger Gelb in den Ohrlapfen, Füßen usw. vorhanden ist, desto eifriger hat das Huhn Eier gelegt. Die Standard-Forderung der Rassezüchter, die stark gelbe Beine verlangt, widerspricht also dem Nutzwert der Tiere.

Am leichtesten läßt sich der Pigmentgehalt in den Ohrlapfen abschätzen und zur Beurteilung der voraussichtlichen Eiproduktion sind die Herbstmonate, namentlich der Oktober, besonders geeignet. Harris und Mitarbeiter fanden, daß ein Weniger der Pigmentierung um 5% eine Jahresproduktion von +7 Eiern bedingt. Eine Henne mit 10—20% Gelb legt voraussichtlich 185 Eier, eine mit 55—65% nur 130 (vgl. auch S. 218).

V. Merkmale des Skeletts.

Eine ganze Anzahl von Merkmalen, die sich auf das Skelett beziehen, sind erblich analysiert worden, und zwar in erster Linie von Davenport (33, 34). Ihm verdanken wir Angaben über die Entwicklungshemmung der Kieferfortsätze, welche die weiten Nasenlöcher der Houdans und Polen zur Folge hat. Ferner Untersuchungen über die Protuberanz des Schädels in

folge einer Hirnhernie, über Schwanz- und Flügellosigkeit, über Extrazehen. Die Extrazehenbildung hat noch eine ganze Anzahl anderer Forscher (Bateson und Punnett, Hurst [93], Cunningham [29], Bond [16], Barfurth [3]) zu Untersuchungen angeregt, wohl hauptsächlich als Analogie-Fall zu ähnlichen Mißbildungen bei Säugern und Menschen und dann aber auch wegen des bis jetzt noch ungelösten Asymmetrieproblems.

a) Weite und kleine Nasenlöcher.

Gewöhnlich sind die Nasenlöcher der Hühner bis auf einen kleinen Schlitz geschlossen.

Bei einigen Rassen aber, namentlich bei den Polen und Houdans entwickelt sich die verschließende Hautfalte nicht und das Loch bleibt weit offen. Es bleibt hier also ein Entwicklungszustand erhalten, wie er nach Keibels Normentafeln (97) etwa 5-6 Tage alten Küken entspricht. Die Entwicklungshemmung ist aber keineswegs auf die Haut beschränkt, sondern hängt, wie schon Darwin gezeigt hat, damit zusammen, daß die Praemaxillar und Nasalfortsätze der Zwischenkiefer nicht zur vollen Ausbildung gelangen. Das vordere Ende des Processus praem. ist häufig nach oben gekehrt und veranlaßt dann die Entwicklung einer queren Hautfalte. — Die Weite der Öffnung ist recht variabel und wird von Davenport in 10 Grade eingeteilt. Davenport kreuzte Houdans und Polen mit normalen Rassen und stellte 1909, im Gegensatz zu seinen ersten Angaben, Dominanz des Merkmals „weite Öffnung“ fest. Die Resultate sind aber sehr verwickelt, es ist augenscheinlich mehr als ein Faktor im Spiel. Außerdem gibt es Heterozygote, bei denen der dominante Faktor phänotypisch nicht erkennbar ist (vgl. S. 237). Interessant ist, daß die weiten Nasenlöcher nie zusammen mit einfachem Kamm vorkommen, eine Tatsache, die wohl ihre noch nicht untersuchten entwicklungsgeschichtlichen Ursachen hat.

b) Schädelprotuberanz und Hirnhernie.

Hühner, die eine große Haube besitzen, zeichnen sich durch eine Eigentümlichkeit der Hirn- und Schädelbildung aus. Nach Klatt (98) ist bei den Polen und Houdans die Schädelkapsel vorgewölbt, um eine Hirnhernie aufzunehmen, die durch Hydrocephalie im Ventrikel bedingt ist, wahrscheinlich veranlaßt durch eine veränderte Funktion der Hypophyse oder des chromaffinen Systems der Nebenniere. Davenport konnte in seinen Versuchen Hühner erzeugen, die eine Haube und keine Hirnhernie besaßen, aber nie Hühner mit Hirnhernie ohne Haube. Die F₁-Generation besitzt die Protuberanz nicht, oder doch nur ganz schwach. Mithin haben wir es hier mit einem rezessiven Merkmal zu tun.

c) Anurozygie, Schwanzlosigkeit.

Libon (104) hat die schwanzlosen Kaulhühner entwicklungsgeschichtlich untersucht. Nach ihm erfolgt eine Rückbildung bereits angelegter Wirbel

während des 9.—12. Bebrütungstages. Im Gegensatz zu diesen Angaben meint Lang (102, S. 266), daß im Laufe des 4. Bruttages 49 Urwirbel beim normalen Huhn angelegt sind, bei dem Kaulhuhn aber nur 34–35. – Nach Davenport (34) besteht der gesamte Schwanzapparat eines schwanzlosen Kämpfers aus zwei miteinander verschmolzenen Wirbeln und einem Knochenstückchen von 1 mm Durchmesser. Kaulhühner sind schon sehr lange bekannt und wurden von Davenport mehrfach in sonst normalen Hühnerzuchten beobachtet. Er stellte fest, daß Schwanzlosigkeit ein dominantes Merkmal ist, doch sind auch hier wieder die Zahlen der Kreuzungsversuche nicht in voller Übereinstimmung mit der Hypothese einer monofaktoriellen Dominanz.

d) Flügellosigkeit.

Davenport (34) fand unter 14000 Hühnern ein Individuum, dem der Flügel auf der einen Seite fehlte. Es starb aber jung. Einen starken flügellosen Indischen Kämpferhahn erhielt er von einem Züchter und kreuzte ihn mit normalen Hennen. Weder in F_1 , noch in F_2 (223 Tiere) trat wieder Flügellosigkeit auf. Davenport hält den Hahn für einen Heterozygoten und Flügellosigkeit für ein Merkmal mit unvollständiger Dominanz. Es scheint mir wahrscheinlicher, daß die Mißbildung des Hahnes überhaupt nicht genetisch bedingt war.

Hyperdactylie.

Verschiedene Hühnerrassen besitzen anstatt der normalen 4, 5, 6 oder sogar 7 Zehen. Wir können zwei Typen unterscheiden. Der eine wird repräsentiert durch die Houdans und Dorkings, die anstatt der einfachen inneren Zehe des normalen Fußes zwei einfache Zehen haben. Bei den Seidenhühnern hingegen ist die laterale von diesen beiden Zehen noch einmal gespalten oder auch alle beide. Es entsteht so der 6- oder 7-zehige Fuß. Bisweilen ist aber auch bei den Seidenhühnern die mediane Extrazehe sekundär reduziert und wir haben dann wieder einen 5-zehigen Fuß, der aber nicht dem 5-zehigen der Houdans entspricht. Braus (24) hat die Hyperdactylie bei Houdanembryonen entwicklungsgeschichtlich analysiert. Die überzählige Zehe sproßt als Auswuchs an der tibialen Seite vom Metatarsale des Hallux hervor. Da wir wissen, daß die Zehe V beim Huhn sich noch als Metatarsale an der fibularen Seite als Rudiment anlegt, erkennen wir, daß die akzessorische Zehe nichts mit ihr zu tun hat. Die Hypothese, welche die überzähligen Elemente als Überbleibsel eines einst 5-zehigen Urfußes ansieht (Darwin) besteht also nicht zu recht.

Die Frage, ob Hyperdactylie als Mutation bei normalzehigen Rassen beobachtet wurde, muß noch offen bleiben. Barfuth fand 5-zehige Orpington- und Landhühner unter sonst normalzehigen Völkern. Er hält es aber selbst für möglich, wenn auch für unwahrscheinlich, daß früher einmal eine Ein-

kreuzung mit einer der bekannten polydactylen Rassen stattgefunden hat. Die Vererbungsversuche mit hyperdactylen Hühnern haben Zahlen in der F_1 - und F_2 -Generation gegeben, die bisher auf Grund des Mendelschen Spaltungsgesetzes nicht restlos erklärt werden konnten. Das kommt wohl daher, daß die Hyperdactylie, wie es ja auch der verschiedene morphologische Bau der polydactylen Füße wahrscheinlich macht, von einer größeren Anzahl von mendelnden Faktoren abhängig ist, während Bateson, Davenport (34) und Barfurth (3) die Vererbungsgesetze auf Grund des monohybriden Schemas erklären wollten. — Aber noch etwas anderes kommt hinzu. Es ist die Bateson und namentlich Davenport (34) so viel beschäftigende „unvollständige Dominanz“ des Merkmals. Es stellte sich nämlich heraus, daß, obgleich die normale Vierzehigkeit für gewöhnlich rezessiv ist, doch einzelne F_1 - und F_2 -Heterozygoten abweichend von ihren Geschwistern 14zähig sind. Bei ihrer Weiterzucht zeigen sie dann aber wieder ihre heterozygote Natur, indem sie die Eigenschaft Fünfzehigkeit genau so vererben wie ihre Geschwister (Bateson [5]). Es ist hier nun eine gute Gelegenheit zu zeigen, wie die Zurechnung der oben erwähnten Heterozygoten zu den normalen Hühnern nur auf unserm mangelnden Unterscheidungsvermögen beruht. Barfurth (3) hat gefunden, daß die hyperdactylen Hühnerrassen bei vielen Individuen einen bei normalen Rassen nicht vorkommenden Flügelhöcker besitzen, der am radialen Rande der Hand sitzt und bei einem Embryo von 9–10 Tagen am deutlichsten ist. Später bildet sich eine Einschnürung an der Basis des Flügelhöckers aus, und er verschwindet nach dem 11. Tage der Bebrütung vollständig. Der Flügelhöcker kann einseitig oder beiderseitig auftreten, genau wie die überschüssigen Zehen am Fuß. Manchmal, und das ist ein wichtiger Punkt in Barfurths Beobachtung, kommt der Flügelhöcker in hyperdactylen Rassen auch ohne gleichzeitige Ausbildung überzähliger Zehen vor und ist somit das einzige Kennzeichen für die Anlage zur Vielzehigkeit. — Die theoretische Forderung, die Individuen, die den Flügelhöcker aber normale Zehen besitzen, zu den „Hyperdactylen“ hinzuzuzählen, stößt leider auf eine technische Unmöglichkeit, da es sich um ein transitorisches embryonales Merkmal handelt, dessen Beachtung die Vernichtung der ganzen Brut zur Folge haben würde. Barfurth hat es unternommen, auf Grund statistischer Überlegungen seine Versuchszahlen in dieser Hinsicht zu korrigieren und findet eine bessere Übereinstimmung mit den theoretisch geforderten Zahlen.

Bei allen Versuchen wurde beobachtet, daß die Hyperdactylie nur auf einen Fuß beschränkt, also asymmetrisch ist. Bond (16) überlegt, ob eine bestimmte Seite dabei bevorzugt wird und findet bei asymmetrischen Vögeln ein häufigeres Auftreten der Extrazehe auf der linken Seite. Von 38 Hyperdactylen besaßen nur 4 die Extrazehe rechts. Häufig ist auch auf der linken Seite die Extrazehe stärker entwickelt als auf der rechten. — Batesons und Punnetts Zahlen (72 links, 17 rechts) sprechen ebenfalls für eine deut-

liche Bevorzugung der linken Seite, weniger die Angaben Barfürths (53 links, 38 rechts). Bond vermutet, daß eine Beziehung zwischen der linksseitigen Polydactylie und der Atrophie des rechten Ovars besteht und führt als Analogie die asymmetrische Verteilung der Schwanzfedern bei gewissen Taubenbastarden an. Die Arbeit von Lotsy und Kuiper (106^b) hat kein wesentliches neues Beobachtungsmaterial hinzugefügt.

Hiermit sind die Beobachtungen über Vererbung von Skelettmerkmalen erschöpft. Sie gehören unzweifelhaft zu den genetisch am schwersten zu analysierenden und die Feststellung aller beteiligten Erbfaktoren ist bisher noch in keinem Fall gelungen.

Ich bringe zum Schluß noch die Besprechung des

VI. Syndactylismus.

Davenport (34) gelangte in den Besitz einer dunklen Brahmahenne, die eine Andeutung von Schwimnhautbildung zwischen ihren Zehen besaß, eine Eigenschaft, die bei ihren Nachkommen noch deutlicher ausgebildet war. Einen geringeren Grad von Schwimnhautbildung beobachtete er später noch bei Zwerg Cochins. -- Es waren entweder nur der dritte und vierte Finger durch eine Haut verbunden. Diese Form finden wir bei Watvögeln und noch am häufigsten bei Menschen. Oder, viel seltener, waren sowohl der zweite und dritte als der dritte und vierte Finger miteinander verbunden. Nach Davenport ist die Syndactylie ein unvollständig dominantes Merkmal, Morgan (109a), dessen Ansicht ich mich anschließe, bezeichnet es jedoch als rezessiv (vergl. S. 236).

VII. A. Eiproduktion.

Die Kenntnis der physiologischen und genetischen Grundlagen der Eiproduktion ist nicht nur von großem biologischen Interesse sondern auch praktisch sehr wertvoll. Trotzdem sind nur wenig gesicherte Tatsachen bekannt, und das ist auch begreiflich, wenn man bedenkt, ein wie ungeheures Tiermaterial zur Erforschung einer so komplexen Eigenschaft, wie die Eiproduktion notwendig ist. Die einzigen Arbeiten, die uns z. T. sehr wertvolle, wenn auch noch nicht endgültige Aufschlüsse geben, sind von amerikanischen und englischen Forschern an den dortigen großen Geflügelfarmen und Versuchsanstalten gemacht worden. Dem amerikanischen Forscher Pearl (30, 46, 112 usw.) gebührt das Verdienst, zuerst von umfassenden Gesichtspunkten aus das Problem genetisch in Angriff genommen zu haben und wir verdanken ihm sehr wertvolle Angaben über die technische und statistische Behandlung des Materials. Er war auch insofern bahnbrechend, als er als erster die Aufmerksamkeit auf die bei der Getreidezucht schon seit längerer Zeit in Anwendung gebrachte Beurteilung des Zuchtwerts eines Individuums auf Grund seiner Nachkommenschaft, auch auf die Geflügelzucht anwandte.

Seine älteren Experimente, die sich mit der Wirkung der Selektion auf die durchschnittliche Eiproduktion eines Hühnervolkes befassen, zeigen, daß Selektion, die hauptsächlich auf der Auswahl gutlegender Hennen zur Winterzucht beruht, keine Verbesserung der mittleren Eiproduktion bewirkt. Die Versuche wurden auf der Maine Agricultural Experiment Station an Plymouth Rocks während 9 Jahren im größten Maßstabe durchgeführt (125, 126).

Als Durchschnittsleistung der beobachteten Hennen wurden 125 Eier pro Jahr festgestellt. Zur Weiterzucht wurden aber nur Hennen, die 160 Eier oder mehr legten, gewählt, dazu Hühner, deren Mütter über 200 Eier gelegt hatten. Bei dieser Versuchsanordnung kam Pearl zu folgenden Schlüssen: 1. Es wurde keine Verbesserung der Durchschnittsproduktion der ganzen Zucht erzielt. 2. Es ist keine Abnahme in der Variabilität der Eiproduktion zu vermerken. 3. Es besteht keine Korrelation zwischen der Fruchtbarkeit von Müttern und Töchtern.

Was diese älteren Arbeiten von Pearl für die Vererbungsforschung wertvoll macht, sind in erster Linie die genauen statistischen Forschungen über die Variabilität der Jahresproduktion sowie die Aufschlüsse über die Verteilung derselben auf die einzelnen Monate (129). Seine Anschauungen über die Vererbung der Fruchtbarkeit sowie über den Erfolg der Selektion hat der Autor in der Folge selbst revidiert. Er erkannte und brachte statistisches Beweismaterial dafür, daß eine Population in bezug auf Fruchtbarkeit aus verschiedenen Genotypen besteht, und daß man durch Selektion der besten Genotypen eine Verbesserung der Rasse erreichen kann. Er führt den Fehlschlag der älteren Selektionsversuche (durchgeführt von Prof. Gowell) auf die Schätzung des Selektionswertes allein auf Grund der individuellen Tüchtigkeit zurück, wohingegen man den guten Genotypus allein an der Leistung der Nachkommenschaft erkennen kann und nach diesem Kriterium die Auswahl zu treffen hat.

Die Anzahl der Faktoren, die die Eigenschaft „hohe Fruchtbarkeit“ bedingen, suchte Pearl (116) durch Kreuzung zweier Rassen, die sich in bezug auf Eiproduktion sehr unterscheiden, zu ergründen. Er experimentierte mit seinen Plymouth Rocks, die infolge der neunjährigen Beobachtung ein hervorragend zuverlässiges Material abgaben, und mit Indischen Kämpfern, die eine weit kleinere Ejahresrate aufweisen.

Pearl glaubte seine Versuchsergebnisse, die sich auf eine genaue Analyse der F_1 - und F_2 Generation, sowie deren Rückkreuzung mit den Eltern erstrecken (über 1000 registrierte erwachsene Hühner), durch die Annahme einer bifaktoriellen Bedingtheit von hoher Fruchtbarkeit zu erklären. Der erste Faktor, den er mit L_1 bezeichnet, ist der physiologische grundlegende Faktor, der, wenn im Weibchen vorhanden, einen niederen Grad von Fruchtbarkeit (Winterprodukte weniger als 30 Eier) hervorbringt. Der zweite Faktor L_2 bedingt zusammen mit L_1 hohe Fruchtbarkeit (Winterproduktion mehr als 30 Eier). Ohne L_1 stellt sich der Winterrekord niedrig, es werden

weniger als 30 Eier produziert. L_2 unterscheidet sich besonders dadurch von L_1 , daß er geschlechtsgebunden vererbt wird. Die genetische Konstitution der Plymouth Rock-Weibchen konnte demnach sein.

1. $\frac{F}{F} \frac{M}{m} \frac{L_2}{L_2} \frac{L_1}{L_1} = \text{unfruchtbar,}$
2. $\frac{F}{F} \frac{M}{m} \frac{L_2}{L_2} \frac{L_1}{L_1} = \text{weniger als 30 Eier,}$
3. $\frac{F}{F} \frac{M}{m} \frac{L_2}{L_2} \frac{L_1}{L_1} = \text{weniger als 30 Eier,}$
4. $\frac{F}{F} \frac{M}{m} \frac{L_2}{L_2} \frac{L_1}{L_1} = \text{weniger als 30 Eier,}$
5. $\frac{F}{F} \frac{M}{m} \frac{L_2}{L_2} \frac{L_1}{L_1} = \text{mehr als 30 Eier,}$
6. $\frac{F}{F} \frac{M}{m} \frac{L_2}{L_2} \frac{L_1}{L_1} = \text{mehr als 30 Eier.}$

Den indischen Kämpfern fehlt der Faktor L_2 vollständig, es gibt dort also nur drei Klassen von Weibchen. — Zu der Annahme einer geschlechtsgebundenen Vererbung von L_2 sieht sich Pearl durch die Beobachtung gezwungen, daß „hohe Fruchtbarkeit“ nicht von den Müttern auf die Töchter vererbt wird, während die Hähne diese bei ihnen natürlich latente Eigenschaft auf die Nachkommen übertragen.

Goodale (61, 64, 65, 66) hat die Versuche von Pearl einer eingehenden Kritik unterzogen und durch eigene Experimente nachgeprüft. Er arbeitete mit roten Rhode Islands. Er beanstandet die Pearlsche Einteilung in Fruchtbarkeitsklassen auf Grund der Wintereiproduktion; denn die Anzahl der vom 1. November bis 1. März gelegten Eier sei abhängig 1. vom Datum des ersten Eies, 2. von der Produktionsrate (Geschwindigkeit, mit der die einzelnen Eier aufeinander folgen). Bei den Rhode Islands spielt für den Winterrekord Punkt 1. bei den Plymouth Rocks nach Pearl Punkt 2 die größere Rolle. Nach Goodale ist allein die Zahl der pro Zeiteinheit gelegten Eier das einzige brauchbare Kriterium für Fruchtbarkeit. — Weitere Angriffspunkte bietet die Pearlsche Einteilung in drei Klassen (0 Eier, unter, über 30 Eier), denn die Hühner der 0 und niedrigen Klassen, denen nach Pearls Theorie die Gameten für hohe Produktion fehlen, produzieren oft zu viel Eier. Pearl spricht dann von „somatischen Variationen“. — Goodale versucht dann, eine eigene Theorie der Vererbung der Fruchtbarkeit aufzustellen, die sowohl auf Pearls Angaben wie auf seine eigenen Kreuzungen (Rhode Islands \times Cornish indische Kämpfer) paßt. Er faßt die 0 und niedrige Klasse in eine zusammen und nimmt zwei Faktoren A und B an, von denen keiner geschlechtsgebunden ist. Zu einer ganz befriedigenden Deutung der Versuchsergebnisse gelangt jedoch auch Goodale nicht. Er rät, das Problem von einer anderen Seite anzupacken und die

Vererbung der verschiedenen Faktoren zu studieren, deren kombinierte Wirkung eine gegebene Anzahl von Eiern während eines Winters ergeben. Dieser Versuch ist inzwischen von Hurst (91) gemacht worden. Seiner Ansicht nach beeinflussen mindestens fünf Faktoren die Eiproduktion und zwar 1. Frühe oder späte geschlechtliche Reife (E und e). 2. Gute und schlechte Winterproduktion (W und w). 3. Dito Frühjahrsproduktion (S und s). 4. Dito Herbstproduktion (m und M). 5. Brütlust. Hurst ist der Ansicht, daß jede einzelne Eigenschaft nur von einem Faktor bedingt wird, dem, im Sinne der „Presence und Absence“-Theorie, sein Fehlen gegenübersteht. Seine Versuche scheinen ihm zu beweisen, daß frühe geschlechtliche Reife, gute Winter- und Frühjahrsproduktion sowie Brütlust dominante Eigenschaften sind, während die gute Herbstproduktion, augenscheinlich von der Mauser abhängig, rezessiv ist. Die Faktoren E und W sind wahrscheinlich identisch mit Pearls und Goodales Faktoren für die Winterproduktion.

Fraglos bedeuten Hursts Versuche einen Fortschritt zum wenigsten in der praktischen Lösung des Problems. Vom wissenschaftlichen Standpunkt läßt sich wohl noch manches sowohl gegen die Ausführung, wie die Deutung der Versuche anführen. So scheint mir namentlich die Einteilung in Winter-, Frühjahrs- und Herbstproduktion ohne innere Berechtigung zu sein und damit fällt natürlich auch die Annahme eines bestimmten Faktors für die Legefähigkeit in einer dieser willkürlich angesetzten Perioden fort. — Es ist ferner äußerst unwahrscheinlich, daß nur ein Faktorenpaar jeweils bestimmend wirkt. Das hat Hurst schon selbst gefühlt und so spricht er wiederholt von „minor factors“, die neben den Hauptfaktoren in Aktion treten. Eine eingehendere Erbanalyse wird wohl für jede der doch sicherlich sehr komplexen Eigenschaften eine größere Anzahl von Faktoren verantwortlich machen. Es ist erfreulich, daß dies Goodale (67) sowie Punnett und Bailey (144) für die Brütlust (siehe S. 203) bereits gelungen ist.

Die Versuche von Hurst ebenso wie die Meinungsverschiedenheit von Goodale und Pearl über die Möglichkeit, die Fruchtbarkeit einer Henne nach der Zahl der in den Wintermonaten produzierten Eizahl zu beurteilen, zeigt die Notwendigkeit eingehender Kenntnisse über die Verteilung der Eiproduktion über das Jahr und über die Beziehungen der einzelnen Legeperioden zueinander. Es ist das Verdienst von Harris, Blakeslee und ihren Mitarbeitern (85—90) uns reichhaltiges und statistisch auf das genaueste durchgearbeitetes Material gegeben zu haben. Die Beobachtungen beziehen sich auf weiße Italiener, die im Connecticut Agricultural College, Storrs gehalten wurden. Sie sind, abgesehen von ihrem Wert für die praktische Hühnerzucht, von großem biologischen Interesse, einmal weil ohne diese Vorarbeit die Erbanalyse der Eiproduktion nicht erfolgreich durchgeführt werden kann, und dann auch, weil sie uns Einblick gestatten in die Gesetze, die die Ovulation bei Hühnern beherrschen.

Mit Hilfe einer Gleichung mit empirisch festgelegten Konstanten können die Autoren für ein Hühnervolk, das ungefähr die gleiche genetische Beschaffenheit wie die von ihnen studierten Italiener besitzt und unter annähernd gleichen Bedingungen gehalten wird, aus der Zahl der in einem Monat gelegten Eier die Eierproduktion des Jahres resp. diejenige der übrigen 11 Monate mit sehr großer Genauigkeit angeben. Es wurden ferner die Korrelationen, die zwischen der Eiproduktion der einzelnen Monate bestehen, studiert, und Gleichungen aufgestellt, um aus dem Ergebnis eines einzelnen oder mehrerer Monate die voraussichtliche Eiproduktion einer Gruppe darauf folgender Monate angeben zu können. Diese Voraussage erwies sich als recht genau für den Jahresanfang (das Legejahr wird ab 1. November gerechnet), als weniger zutreffend für die letzten Monate. — Besonders wichtig für die Beeinflussung der Eiproduktion sind die Monate September und Oktober. Es gelingt hier leicht, ein Zuchtvolk in drei Gruppen von verschiedener Produktionsqualität zu trennen, einfach durch die Feststellung, welche Hennen in keinem der beiden Monate, welche nur im September, und welche September und Oktober legen. Folgende Tabelle (86, 1918, S. 52), die sich auf Beobachtung an 303 Hennen gründet, wird die Verhältnisse am besten erläutern.

Gruppe	Legetätigkeit		Mittlere Eiproduktion von November bis August	
	September	Oktober	1913—1914	1914—1915
1	legen nicht	legen nicht	120,5	104,7
2	legen	legen nicht	136,1	134,3
3	legen	legen	152,1	150,9

Die Gruppen 2 und 3 können noch durch ein weiteres Kriterium voneinander geschieden werden, nämlich durch die Menge des in den Ohrclappen vorhandenen gelben Pigmentes (10, 85). Ebenso kann die Gruppe 3 auf Grund desselben Merkmals noch in weitere Untergruppen geteilt werden (verg. S. 210).

B. Vererbung des Brutinstinktes.

Die Frage, ob der Brutinstinkt eine vererbare Eigenschaft ist, und welchem Erbgang er folgt, ist ebenfalls von großem praktischen Interesse. Hängt doch die Höhe der Eiproduktion in hohem Maße davon ab, ob eine Henne gar nicht oder mehrmals im Jahre ihre Legetätigkeit unterbricht, um zu brüten. Andererseits ist der Brutinstinkt für die Erhaltung der Art von größter Bedeutung, zum mindesten für wilde Vogelrassen, die, wenn er verloren geht, dem Aussterben verfallen sind. Daß es Hühnerrassen gibt, die wie die Hamburger, Italiener usw. gar nicht oder nur selten brüten, ist

ein Produkt der Domestikation. Der Züchter sorgt für die Erhaltung dieser Rassen, indem er ihre Eier Hennen unterlegt, die den Brutinstinkt noch besitzen, wie z. B. die Plymouth Rocks, Langshans, Rhode Islands oder indem er sie im Brutapparat auskriechen läßt.

In den älteren Arbeiten finden wir nur wenig Angaben über die Vererbung der Brütlust. Bateson (6) (Rep. I, S. 96) beobachtete bei der Kreuzung Italiener \times Kämpfer, daß viele der F_1 -Hennen kluckten. Hurst (93) S. 134 und 135 stellte fest, daß Italiener mit Houdan, zwei Nichtbrüter, wieder Nichtbrüter erzeugten. Hingegen erwies sich bei der Kreuzung schwarze Hamburger (Nichtbrüter) \times Cochin (Brüter) der Brutinstinkt als dominant, indem alle F_1 -Hennen, nachdem sie etwa 12 Eier gelegt hatten, brüteten.

Neuerdings haben sich in England Punnett, Bailey (144) und Hurst (siehe S. 94), in Amerika Goodale (67) mit der Erbanalyse befaßt. Punnett und Bailey gingen bei ihren Versuchen von dem Gedanken aus, ob etwa eine Korrelation zwischen dunkelgelb pigmentierter Eischale und dem Brutinstinkt bestünde, ob sich eine Faktorenkoppelung nachweisen ließe. Es ist ja bekannt, daß die meisten Rassen, die als gute Brüter bekannt sind, dunkle Eier legen, die Nichtbrüter hingegen häufig weiße. Die Versuche, Kreuzungen von Italienern und Hamburgern mit Langshans, stießen auf große Schwierigkeiten bei der Klassifizierung der F_2 -Hennen in Brüter und Nichtbrüter, da eine Henne, die im ersten Jahr keine Brütlust zeigt, sehr wohl im zweiten Jahr kluckig werden kann. Aus diesen und andern Gründen konnten die Versuche nicht in dem Maßstab durchgeführt werden, als daß sich ein klares Bild ergeben hätte, doch ist es, zusammengehalten mit älteren Versuchen von Bateson und Punnett (Seidenhuhn \times Italiener) wahrscheinlich, daß die Brütlust von mehr als einem Faktor abhängt. Freilich scheint jeder Faktor allein für sich schon zu genügen, die Eigenschaft hervortreten zu lassen. Was nun den Zusammenhang von dunklen Eiern und Brütlust anbetrifft, so liegen keine eindeutigen Anhaltspunkte für eine Koppelung der beiden Eigenschaften vor. Es ist bei der doch immerhin kleinen Zahl der beobachteten Hühner auch nicht zu verwundern, daß die Resultate nicht abschließend sind, zumal ja Brütlust wie auch Eipigmentierung (vergl. S. 202) auf mehr wie einem Erbfaktor beruht. Nur soviel ist klar, daß die beiden Merkmale getrennt werden können, da es, wie die Versuche gezeigt haben möglich ist, eine nicht brütende Rasse, die braune Eier legt, zu züchten.

Goodale (67) arbeitete mit roten Rhode Islands und kommt ebenfalls zu dem Resultat, daß die Brütlust von mehreren Faktoren abhängig sein muß. Auch er ist, wegen der schon besprochenen Schwierigkeiten, die den Experimenten entgegenstehen, noch zu keiner endgültigen Lösung gekommen. Er stellt zwei Arbeitshypothesen auf. Die Resultate werden lediglich gut

erklärt mit der Annahme von zwei Faktoren A und C, die beide gleichzeitig anwesend sein müssen, um Brütlust zu veranlassen. Einige Fälle machen jedoch noch die Gegenwart eines Verhinderungsfaktors N (Non-broodiness) wahrscheinlich. Danach konnten Nicht-Brüter die genetische Konstitution NNAACC', nnAAcc, nnaaCC und nnaacc besitzen; ein Brüter hingegen die Formel nnAACC. Goodale erwägt auch noch die Möglichkeit, daß A geschlechtsgebunden vererbt wird. — Für die Praxis ist wichtig, daß in kurzer Zeit ein Stamm von Rhode Islands gezogen werden konnte, der nur sehr geringe Brutlust zeigte. Die Eijahresproduktion wird natürlich durch häufiges Brüten in hohem Maße eingeschränkt, wie statistische Untersuchungen beweisen.

Vergleichen wir Goodales Schlußfolgerungen in bezug auf die Anzahl und Wirkung der Faktoren mit denen von Punnett, so ergibt sich ein bemerkenswerter Unterschied. Nach Punnett genügt jeder der beiden vorausgesetzten Faktoren, um Brütlust hervorzubringen, nach Goodales Theorie ist die gleichzeitige Anwesenheit von beiden erforderlich.

C. Befruchtbarkeit und Brutqualität der Eier.

Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die beiden für den Züchter wichtigen Eigenschaften der Eier, befruchtet zu sein und eine gute embryonale Entwicklung zu ergeben, weitgehend von äußeren Bedingungen abhängig sind. Als solche kommen besonders guter Gesundheitszustand der Zuchttiere in Frage. Es werden richtig gefütterte und gut untergebrachte Hennen die besten Bruteier liefern. Die Eier von Hennen, die sich durch fortgesetztes fleißiges Legen geschwächt haben, werden nach Pearl (127) häufig zur fehlerhaften embryonalen Entwicklung neigen. — Es fragt sich nun, ob es abgesehen von den äußeren Faktoren, die Befruchtbarkeit und Entwicklungsfähigkeit der Eier bestimmen, auch solche gibt, die als Erbqualitäten in der inneren Organisation begründet sind. Denkbar ist das natürlich durchaus. Z. B. ist die Fähigkeit eine dicke Eischale zu bilden, sicherlich von Erbfaktoren abhängig. Dicke Eischalen können aber das Schlüpfresultat beeinflussen. Daß eine solche Frage, wo viele äußere und innere Faktoren an dem Endresultat mitwirken, erbanalytisch sehr schwer zu behandeln ist, liegt auf der Hand. Bisher ist nur Pearl (127) in einer Untersuchung aus dem Jahre 1908 der Frage näher getreten. Er findet keine Anhaltspunkte dafür, daß die Eigenschaft „gute Befruchtbarkeit“ irgendwie von Mutter auf Tochter vererbt wird, doch scheint es ihm, als ob die gute Entwicklungsfähigkeit sicherlich von Mutter auf Tochter, wahrscheinlich auch von Vater auf Tochter vererbt wird. Den Hauptbeweis seiner Ansicht sieht er in dem Umstand, daß die Geschwister sich in bezug auf die Entwicklungsfähigkeit ihrer Eier nahestehen. Weniger deutlich ist die Korrelation von Mutter zu Tochter.

VIII. Vererbung der Eigröße.

Hurst (94) bestimmte die Eigröße bei Italienern und Wyandottes nach dem Gewicht und hält die Fähigkeit große Eier zu legen für eine rezessive monofaktoriell bedingte Eigenschaft. Er glaubt bei einer Wyandottehenne eine Mutation für große Eier entdeckt zu haben und zieht daraus den Schluß, daß die bekannte Fähigkeit der Haushühner, größere Eier als die Wildhühner zu legen, als „Verlustmutation“ entstanden ist.

IX. Vererbung des Körpergewichtes.

Es liegen nicht viele Arbeiten vor, die sich mit der Vererbung von Größe und Gewicht bei Tieren beschäftigen. Castle versuchte die Erbanalyse der Wüchsigkeit bei Kaninchen, Goldschmidt (55) und Phillips (133) bei Enten. Hinzu kommt als ausführlichste und erfolgreichste Untersuchung diejenige von Punnett und Bailey (142) über die Vererbung des Gewichtes bei Hühnern. — Punnett arbeitete mit Hamburger und Sebright Bantams. Die beiden Rassen unterscheiden sich sehr in der Größe (Hamburger wiegen ca. 1500 g, Sebrights nur 570–750 g), lassen sich aber noch miteinander kreuzen. Die F_1 -Generation nahm in bezug auf Größe eine intermediäre Stellung ein. Die Analyse von F_2 und F_3 ergab, daß die kleinsten Vögel kleiner sind als die Sebrights, die größten größer sind als die Hamburger. Hieraus schließen die Verfasser, daß die Hamburger nicht alle in Frage kommenden Faktoren für hohes Gewicht besitzen und andererseits die Sebrights nicht alle entbehren. Es sind wahrscheinlich vier Faktorenpaare beteiligt, von denen zwei (A und B) eine Zunahme von 60% über dem Mindestgewicht, C und D eine Zunahme von 30% bedingen. Die Hamburger besitzen die Faktoren A, B und C, die Sebrights nur D. — Da die F_1 Tiere kleiner als die Hamburger, naturgemäß aber heterozygot für alle vier Faktoren sind, muß die Wirkung von A, B, C und D eine quantitative sein, d. h. $1 \times A$ ist weniger wirksam (Gewichtszunahme von 38%) als $2 A$. — Trotzdem den Versuchen ein großes Material zu grunde liegt, wird die hier gegebene Erklärung vorsichtigerweise als Arbeitshypothese bezeichnet, die weitere Versuche erst bestätigen sollen. Soviel scheint aber immerhin largestellt zu sein, daß die Wüchsigkeit von einer Anzahl mendelnder Faktoren abhängig ist.

X. Geschlecht und Geschlechtsbestimmung.

a) Differenzierung des Geschlechts. Vorkommen von Zwittern.

Bei Hühnerembryonen von ca. 3,5 mm Länge in der 70. Bebrütungsstunde ist die Genitalregion als ein deutlich verdickter bandartiger Streifen an den medialen Seiten der vorderen Urnierenhülle zu erkennen. In dem Keimepithel liegen die Genitalzellen bald einzeln, bald in Nestern (Felix

[47, 48]. Die Differenzierung der indifferenten Keimdrüse zum Hoden oder zum Ovar vollzieht sich nach Keibel und Abraham (97) etwa vom 5. Tage der Entwicklung. Die makroskopische Erkennbarkeit des Geschlechtes wird sehr früh möglich dadurch, daß beim Weibchen die rechte Keimdrüse in der Entwicklung stehen bleibt und die linke allein sich stark weiterbildet. Die Ableitung der männlichen Geschlechtsprodukte übernimmt der Wolffsche Gang, der beim Weibchen meistens vollständig zurückgebildet wird, bisweilen aber, wie Boring und Pearl (21) feststellten, auch noch bei eierlegenden, normalen Hennen erkennbar ist. Der Müllersche Gang, dessen erstes Auftreten am 4. oder 5. Bebrütungstag beobachtet wurde, ist etwa am 8. Tage, auf beiden Seiten beim Männchen sowohl als beim Weibchen gleichmäßig ausgebildet. Von da an schwindet er beim männlichen Geschlecht allmählich, so daß am 13.—14. Tage keine Spur mehr von ihm zu finden ist. Beim Weibchen bleibt nur vom 8. Tage an der rechte Eileiter bis zum vollständigen Schwund in der Entwicklung zurück. Diese Verhältnisse sind wichtig bei der Beurteilung, ob wir Zwitter als umgewandelte Männchen oder Weibchen anzusehen haben.

Das Verhältnis der Geschlechter beim Hühnchen wurde von Thomsen (157) unter Benutzung von Barfurths (3) Polydactylie-Material bestimmt. Zählungen, die während einer Jahresperiode an Orpingtons vorgenommen wurden, ergaben, daß auf 385 männliche 420 weibliche Tiere, oder in Prozentzahlen ausgedrückt, auf 91,7 männliche 100 weibliche Individuen kommen.

Gelegentlich treten auch echte Zwitter auf, d. h. Tiere, die nicht nur in ihren äußeren Merkmalen männliche und weibliche Charaktere aufweisen, sondern gleichzeitig männliches und weibliches Keimgewebe besitzen. Über die Häufigkeit von Zwittern ist schwer ein Urteil zu fällen, wissenschaftlich untersucht sind bisher nur 7 Fälle, und zwar einer von Shattuck und Seligmann (149), ein zweiter von Pearl und Curtis (120), vier weitere von Boring und Pearl (21) und einer von Hartmann und Hamilton (91).

Der Hermaphrodit von Shattuck und Seligmann besaß einen großen linken Eileiter und das distale Ende des rechten, sowie zwei vasa eferentia. Links befand sich eine lange Gonade, die zum größten Teil aus Hodengewebe bestand, aber am hinteren Ende zwei kleine Eier enthielt. Rechts war ein Hoden entwickelt. Hartmann und Hamilton beschreiben links einen Ovotestis, rechts einen normalen aktiven Hoden. — Ähnlich ist der Zwitter von Pearl und Curtis, der links ein Ovar und den Oviduct, rechts einen ziemlich normalen Hoden besaß. Das Ovar enthielt weder Eier noch Eifollikel. Von den vier Boring-Pearlschen Zwittern entsprach der eine durchaus dem von Pearl-Curtis. Ein zweiter hatte 12 Eier gelegt, besaß aber bei der Sektion links einen Ovotestis. Die beiden anderen Zwitter hatten eine Gonade, die sowohl Hoden als ovariales Gewebe enthielt. Wolffsche Gänge und ein Eileiter waren vorhanden.

Es fragt sich nun, ob die Zwitter sich von Männchen oder Weibchen ableiten lassen. Boring und Pearl glauben das letztere um so mehr, als sie bei ihren Untersuchungen auch auf Weibchen mit durch Tumoren zerstörten Ovarien stießen, die, genau wie die oben erwähnten echten Zwitter, in ihren sekundären Geschlechtscharakteren Männchen-ähnlich wurden. Morgan (108) hingegen nimmt an, daß die Zwitter ihre Entwicklung als Männchen begannen, und daß eine Dislokation des Geschlechtschromosomens die Umwandlung einzelner Gewebe in weibliche veranlaßte, genau wie es bei gynandromorphen *Drosophila* angenommen wird. — Nach der Beschreibung der Zwitter zu urteilen, halte ich es auch für wahrscheinlicher, daß es sich um umgewandelte Männchen handelt, besonders bei denjenigen Tieren, die wie die Hähne auf beiden Seiten Geschlechtsdrüsen besitzen. Ich möchte jedoch bezweifeln, ob man die Analogie mit *Drosophilagynandromorphen* so weit ziehen kann, daß man der Zwitterigkeit bei Hühnern ebenfalls eine Chromosomendislokation zugrunde legt. Andere geschlechtsverschiebende Ursachen sind ebenso gut denkbar und wohl wahrscheinlicher. In erster Linie kommt eine Valenzänderung der geschlechtsbestimmenden Gene in Frage, etwa wie sie Goldschmidt (53) bei *Lymantria*, Witschi (164) bei Fröschen beschreibt. Oder aber, die genetische Konstitution der Hühner ist unverändert geblieben und nur äußere Faktoren haben auf die Entwicklung der Keimdrüsen eingewirkt. Schade, daß wir nicht wissen, welches Geschlecht die von dem einen Zwitter gelegten 12 Eier ergeben hätten. Eine solche Beobachtung hätte uns weiter gebracht.

b) Sekundäre Geschlechtsunterschiede.

Die große Anzahl von sekundären Geschlechtscharakteren, durch die sich die Hähne von den Hennen unterscheiden, lassen sich etwa in folgende vier Gruppen einreihen:

1. **Federform und Färbung.** Der Hahn besitzt lange und spitze Hals- und Sattelfedern. Die der Henne sind kürzer und vorn abgerundet, namentlich die Sattelfedern. Besonders deutlich ist der Unterschied bei den Schwanzdeckfedern inkl. der Sicheln. — Auch die Strukturen der Hechel-, Rücken-, Sattel- und Bugfedern sind bei den beiden Geschlechtern verschieden. Dem Männchen fehlen die Radioli auf der unteren Hälfte, dem Weibchen nur auf dem unteren Drittel der Radien.

Sowohl in der Feder- wie in der Körperzeichnung sind die beiden Geschlechter häufig sehr verschieden. Die Einzelfeder des Männchens ist im allgemeinen gleichfarbig oder nur mit einem Mittelstreifen versehen; die vom Weibchen gestrichelt oder gesprenkelt. Die Körperzeichnung des Hahnes ist bunter als die der Henne, eine größere Zahl von Bezirken heben sich durch die Färbung voneinander ab, wie Hechel, Rücken, Sattelregion, kleine und große Flügeldecken, Schwingen, Schwanz, Brust und Bauchseite. Bei der Henne sind nur die Hecheln und Schwanzfedern, Brust und Bauchseite,

die Schwingen 1. Ordnung durch ihre Färbung vom übrigen Körper unterschieden. — Der eben beschriebene Typus ist als der primäre anzusehen, da er auch bei den Wildformen existiert. Unter dem Hausgeflügel gibt es aber viele Rassen, bei denen der sexuelle Farbunterschied nur auf die Geschlechtsfedern beschränkt ist (Andalusier und Campiner) oder überhaupt ganz fehlt, wie z. B. bei einfarbig schwarzen oder weißen Hühnern. In diesem Fall ist anzunehmen (Punnett und Bailey [144]), daß die Bedingungen für die sexuellen Farbunterschiede wie bei den anderen Rassen vorhanden sind, aber von anderen epistatischen Faktoren verdeckt werden. So macht z. B. der Verdunkelungsfaktor, der gleichmäßig schwarze Pigmentierung bedingt, die Ausbildung des sekundären Farbunterschiedes unmöglich, desgleichen der in den dominant weißen Hühnern vorhandene Verhinderungsfaktor für Pigmentbildung.

2. Größe und Form von Kamm und Kehllappen. Sie sind beim Hahn kräftiger entwickelt. Bei Rassen mit großen einfachen Kämmen steht dieser beim Hahn aufrecht, fällt bei der Henne auf die linke oder rechte Seite. (Schlotterkamm).

3. Entwicklung des Sporns. Der Hahn besitzt stets einen Sporn, die Henne nur ausnahmsweise.

4. Physiologische Merkmale, wie Größe, Haltung, Stimme, Brutlust u. a. m.

Alle diese sekundären Geschlechtscharaktere, vielleicht mit Ausnahme der Sporen, über deren Ausbildungsbedingungen wir eigentlich noch gar nichts wissen, — stehen in Abhängigkeit von der Entwicklung der Gonaden wie die Beobachtung von Tieren mit degenerierten oder erkrankten Keimdrüsen, sowie die Kastrationsversuche von Berthold (12), Pézard (132), Goodale (57—60), Morgan (107—109) und Marshal (144) gezeigt haben.

Während nun aber die Anwesenheit des Hodens notwendig ist für die typische männliche Ausbildung des Kammes, der Halslappen, wahrscheinlich auch der Sporen und von Haltung, Stimme und Geschlechtstrieb, wird die Form und Färbung des Gefieders nur beeinflusst durch die An- und Abwesenheit des Ovars. Eine kastrierte Henne wird „hahnenfedrig“: ein Kapaun, der zwar verkümmerte blutleere Kehllappen und Kamm besitzt und das bekannte geschlechtlich indifferente Verhalten zeigt, behält sein vollkommen normal ausgebildetes Hahnengefieder so lange, bis ihm ein Ovar implantiert wird. Unter der Einwirkung der von dem Implantat entwickelten Hormone legt der Kapaun bei der nächsten Mauser das Hennengefieder an.

So interessant nun auch die Versuche von Pézard und Goodale in den weiteren Einzelheiten sind, so muß ich mir doch ein weiteres Eingehen auf dieselben versagen, da nicht spezielle genetische Fragen berührt werden. Zu besprechen sind nur noch die Versuche über Hahnen- und Hennengefedrigkeit. Auch hierbei kann ich mich kurz fassen, da in dieser Zeitschrift vor

kurzem das übersichtliche Referat von Köhler (98^a) erschienen ist und mir im wesentlichen nur übrig bleibt, einige neuere Untersuchungsergebnisse einzufügen.

Wie schon gesagt, können die Hennen das Gefieder des Hahnes annehmen, wenn das Ovar infolge von Alter und Krankheit degeneriert oder durch Kastration entfernt wird. Andererseits gibt es aber auch Hähne, die „hennenfedrig“ sind, nicht infolge einer Krankheit oder eines operativen Eingriffes, sondern bei einigen Rassen als normale Erscheinung. Diese Hähne sind in allen ihren übrigen sekundären Geschlechtscharakteren durchaus männlich und sexuell potent. Allerdings wird berichtet, daß ihr Befruchtungsvermögen hinter dem von Hähnen anderer Rassen etwas zurücksteht. Hennenfedrige Hähne, und zwar als einzige Erscheinungsform, finden wir bei den Sebrights: bei den Campinern gibt es sowohl hennen- wie hahnenfedrige Hähne. Gelegentlich treten hennenfedrige Exemplare auch bei anderen Rassen auf (Silber-Wyandotte, Hamburger Silberlack), wie Lamon und Slocum (100^a) angeben.

Nach Morgan (107–109), Punnett-Bailey und Marshal (129) ist, ebenso wie für die Hennen das Ovar für die Anlegung des weiblichen Federkleides von Bedeutung ist, für die hennenfedrigen Hähne die Anwesenheit des Hodens ausschlaggebend für die Ausbildung der Befiederung. Denn kastrierte Sebright- und Campinerhähne entwickeln ein typisches Hahnengefieder. Da wir außerdem wissen, daß die Kastration normaler hahnenfedriger Hähne nur eine Rückbildung von Kamm und Kehllappen aber keine Gefiederveränderung bewirkt, so liegt die Annahme nahe, daß im Ovar wie in den Hoden der hennenfedrigen Hähne gewisse Hormone ausgebildet werden, welche die Hennenfedrigkeit verursachen. Boring und Morgan (22) glaubten, den Luteinzellen die Sekretion dieses Hormons zuschreiben zu müssen. Luteinzellen existieren stets im Ovar und nach Boring und Morgan (22, 109) auch dauernd im Hoden von hennenfedrigen Hähnen, aber nicht in den Hoden ausgewachsener normaler Hähne. So relativ einfach, wie die amerikanischen Forscher annehmen, scheinen die Verhältnisse aber nicht zu liegen: denn erstens hat die Untersuchung von Pease (131) die von Boring angegebenen Unterschiede zwischen den Hoden normaler und hennenfedriger Hähne nicht bestätigt, indem in beiden je nach dem Reifegrad der Spermatozoen eine wechselnde Menge von „Luteinzellen“ vorhanden ist. Ob allerdings die „Luteinzellen“ von Pease gleichwertig den im Ovar vorhandenen Luteinzellen sind, ob sie überhaupt endokrine Funktion besitzen, ist meines Erachtens auch erst noch zu beweisen. Andere Autoren wissen wenig Sicheres über die Existenz von endokrinen Zellen im Hoden zu berichten. Kürzlich haben Terrey und Horning (156) über den Einfluß von Thyroidea-Fütterung auf Rhode Islands berichtet. Nichtkastrierte, mit Schilddrüse gefütterte Männchen wurden hennenfedrig, kastrierte gefütterte blieben normal. Die Schilddrüsen-

substanz beeinflußt also die Federausbildung, aber nur in Gegenwart des Hodens, der doch gerade bei den Hühnern der hennenfedrigen Rassen entfernt werden muß, wenn das Hahnengefieder erscheinen soll.

Eine Erklärung für die physiologischen Bedingungen der Hennenfedrigkeit zu geben ist demnach zurzeit wohl nicht möglich. Etwas besser steht es mit der Analyse der beteiligten Erbfaktoren. Alle Forscher berichten übereinstimmend, daß bei der Kreuzung von hennenfedrigen Hähnen mit Weibchen von normalen Rassen Hennenfedrigkeit dominant ist (Morgan [108], Punnett [145], Jones [95]). Während Morgan auf Grund seiner, allerdings kleinen Zahlen, zu der Annahme neigt, daß die Hennenfedrigkeit von zwei Faktoren, H und H' abhängig ist, kommt Punnett zu dem ziemlich eindeutigen Resultat, daß nur ein einziger, nicht geschlechtsgebundener Faktor A an der Hennenfedrigkeit der Campiner beteiligt ist. — Auf theoretische Schwierigkeiten stößt Punnett bei dem Versuch, zu einer einheitlichen Auffassung über die Vererbung des geschlechtlich verschiedenen Gefieders bei normalen und hennenfedrigen Rassen zu kommen. Er glaubt, daß auch die normalen Rassen einen dem Faktor A gleichsinnigen Faktor A' besitzen, welcher für die Produktion der die Hennenfedrigkeit verursachenden Hormone verantwortlich ist. Dieser Faktor A' ist aber nur beim Weibchen vorhanden und zwar lokalisiert im y-Chromosom. Auf diese Weise sind alle Hähne homozygot für fehlendes A', da sie zwei x- aber kein y-Chromosom besitzen, also hahnenfedrig, alle Weibchen im Besitz von A', also hennenfedrig. Bei den Sebrights und Campinern kommt nun zu dem Faktor A' noch der oben besprochene im Autosom gelegene Faktor A, für den reine hennenfedrige Rassen homozygot sind. Sowohl A wie A' allein genügen, um Hennenfedrigkeit hervorzubringen. — Zu diesem Erklärungsversuch läßt sich sagen, daß ich die Bedenken Köhlers (98^a) nicht teilen kann, zwei Faktoren, die gleichsinnig dasselbe äußere Merkmal beeinflussen, auf verschiedene Chromosomen zu verteilen. Auch die Gene, die z. B. abgestutzte Flügel (truncate) von *Drosophila* beeinflussen, liegen nicht im gleichen Chromosom. Auf größere Schwierigkeiten stößt die Annahme, den Faktor A in das y-Chromosom zu lokalisieren. Und wenn wir auch über das Leersein des y-Chromosoms, das analog dem Verhalten von *Drosophila* für alle Tierklassen postuliert wird, herzlich wenig wissen, so bedarf doch die Annahme dieses immerhin seltenen Typus der Vererbung, der bisher nur für einen Fisch, *Lebistes*, von Schmidt (148^a) wahrscheinlich gemacht worden ist, stärkerer Stützen, als sie durch die überhaupt noch nicht ganz geklärten Vererbungsversuche über Hennenfedrigkeit gegeben sind. Vor allen Dingen ist zu bedenken, daß wir es mit einer unter den Begriff des geschlechtsbegrenzten Merkmals fallenden Eigenschaft zu tun haben, und es ist daher vielleicht möglich, die Hahnen- und Hennenfedrigkeit aus der Wirkung der Geschlechtsfaktoren allein, ohne die Annahme besonderer Faktoren für Hennenfedrigkeit, zu erklären.

c) Zytologische und genetische Beweise für die Heterogametrie des Weibchens.

a) Zytologische Arbeiten.

Obwohl wir keine zytologischen Beweise für die Heterozygotie des weiblichen Geschlechtes haben, berechtigen uns die Ergebnisse der Genetik durchaus zu dieser Annahme. Eine größere Anzahl von Fällen geschlechtsgebundener Vererbung sprechen eindeutig dafür. Da ferner das Vorkommen von Zwittern (S. 221), wie auch die Versuche von Riddle (147) über epigame Umstimmung des Geschlechtes anzuzeigen scheinen, daß jedes Individuum potentiell die Anlage für das andere Geschlecht besitzt, ist es wohl berechtigt, die Geschlechtsformel für die Hühner resp. für die Vögel, mit denselben Symbolen zu bezeichnen, wie sie Goldschmidt (52) 1912 vorgeschlagen hat. Indem wir das Geschlecht als abhängig von dem Verhältnis der Faktoren $M =$ männlich und $F =$ weiblich auffassen, schreiben wir $\sigma = MmFF$, $\phi = MMFF$, wobei $MM > FF$ ist.

Wie schon gesagt, fehlen bisher die zytologischen Beweise für die Heterozygotie des weiblichen und die Homozygotie des männlichen Geschlechtes und es ist daher leider unmöglich gewesen, die morphologischen Tatsachen mit dem genetischen Postulat so vollkommen in Einklang zu bringen, wie es uns bei vielen anderen tierischen Objekten gelungen ist. Die Vögel sind aber für zytologische Untersuchungen ein wenig günstiges Material. Sicherlich ist weder von Guyer (71, 73) noch von Pearl-Boring (19) in dieser Frage das letzte Wort gesprochen worden.

1909 veröffentlichte Guyer seine erste (71) Untersuchung der Spermiogenese von *Gallus domesticus* und beschrieb ein großes, gekrümmtes, univalentes Chromosom, das er als Geschlechtschromosom bezeichnet. Es gelangt nur in die Hälfte der PräspERMiden, so daß zwei Sorten von Spermien entstehen, solche mit und solche ohne Heterochromosom. Da hiermit die Forderung der Genetiker, die Heterozygotie des Weibchens, nicht im Einklang steht, nahmen Boring und Pearl eine Nachuntersuchung vor und konnten denn auch Guyers Resultate nicht bestätigen: sie zweifeln die Existenz des gekrümmten Heterochromosoms in der Spermiogenese an, konnten aber keine Beweise für Heterochromosome beim Weibchen bringen.

1916 ist dann eine ausführliche Veröffentlichung von Guyer erschienen, in der er etwa folgendes festgestellt zu haben glaubt. In den Spermato gonien sind 18 Chromosomen vorhanden, von denen sich 2 durch ihre Hantelform von dem Rest (den Autosomen) unterscheiden. Die Spermatozyten erster Ordnung zeigen in der Metaphase 9 bivalente Elemente, von denen 1 Paar hakenförmig ist. Bei der Teilung gelangen die hakenförmigen Chromosome ungeteilt in eine Tochterzelle, so daß 2 Arten von Spermatozyten zweiter Ordnung entstehen. Nun paaren sich die Autosomen von neuem. Es entstehen Zellen mit 5 und solche mit 4 doppelten Elementen. Aus der

Teilung der ersteren entstehen Spermatiden mit 5 Chromosomen, d. h. je 4 bivalenten Autosomen und 1 univalenten Heterochromosom. Diese Spermatiden bilden sich zu reifen Spermatozoen um. Aus den Spermatozyten mit 4 Doppelementen entstehen Spermatiden mit 4 bivalenten Autosomen. Diese Spermatiden sollen nach Guyer zugrunde gehen. Ein zytologischer Beweis hierfür liegt freilich nicht vor. — In den somatischen Zellen des Weibchens will Guyer nur 1 hakenförmiges Chromosom gefunden haben und postuliert daher die Bildung von 2 Sorten von Eiern, 1 mit, 1 ohne Heterochromosom.

Die Befunde Guyers sind so abweichend von dem normalen Verlauf einer Spermiogenese, daß eine Nachuntersuchung mir dringend nötig erscheint. Die Arbeit macht sehr den Eindruck, als sollten die Beobachtungen in der ersten Veröffentlichung mit den Forderungen der Genetik in Einklang gebracht werden. — Wir wissen also vorläufig durch die Faktorenforschung nur sicher, daß 2 Sorten von Eiern gebildet werden, wissen aber nicht, ob das Heterochromosom im weiblichen Geschlecht einen Partner (xy-Schema) oder keinen (xo-Schema) hat.

§) Genetische Beweise.

Da, wie wir eben gesehen haben, uns die geschlechtsgebundene Vererbung so wichtige Aufschlüsse über die Geschlechtsbestimmung gibt, außerdem auch gerade die Kenntnis der geschlechtsgebundenen Faktoren bei manchen Kreuzungen ein frühzeitiges Erkennen des Geschlechts ermöglicht, was für die züchterische Praxis nicht ohne Bedeutung ist, begreift man, wie gerade dieses Problem immer wieder die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen hat. — Ich will im Zusammenhang die bereits an anderen Stellen erwähnten Fälle geschlechtsgebundener Vererbung besprechen und beginne mit der zuerst von Spillmann (151) 1903 beobachteten Vererbungsweise der Sperberung bei Plymouth Rocks, die dann in der Folge von Pearl und Surface (123, 124), Morgan und Goodale (110) eingehend untersucht worden ist und als klassisches Beispiel für geschlechtsgebundene Vererbung bei Hühnern Eingang in viele Lehrbücher (109^a) gefunden hat. — Da früher häufig die Erscheinung der Geschlechtsgebundenheit aus einer zwischen zwei Faktoren bestehenden Abstoßung erklärt worden ist (z. B. Bateson [5], Hagedoorn [83]), wir jetzt aber ihre Bedingtheit (wie diejenige jeder anderen Koppelung von Faktoren) in der Lokalisation der Gene in ein und demselben Chromosom sehen, halte ich es für zweckmäßig, die Vererbung der Sperberung in einer der modernen Auffassung entsprechenden Schreibweise kurz darzustellen. — M und F sind die Symbole für die Geschlechtstaktoren, B bezeichnet den Faktor für Bänderung. M und B sind im gleichen Chromosom lokalisiert. Väterliches und mütterliches Erbgut ist durch einen wagerechten Strich geschieden.

1. Gesperberter Hahn \times schwarze Henne

$$\begin{array}{c} \frac{MB}{MB} \frac{F}{F} \times \frac{Mb}{mb} \frac{F}{F} \\ F_1 = \frac{MB}{Mb} \frac{F}{F} \times \frac{MB}{mb} \frac{F}{F} = \sigma \times \varphi \text{ gesperbert.} \end{array}$$

$$\begin{array}{c} F_2 = \frac{MB}{MB} \frac{F}{F} \times \frac{MB}{Mb} \frac{F}{F} \times \frac{MB}{mb} \frac{F}{F} \times \frac{Mb}{mb} \frac{F}{F} \\ = 2 \text{ gesperberte } \sigma, 1 \text{ gesperberte Henne, 1 schwarze Henne.} \end{array}$$

2. Schwarzer Hahn \times gesperberte Henne

$$\begin{array}{c} \frac{Mb}{Mb} \frac{F}{F} \times \frac{MB}{mb} \frac{F}{F} \\ F_1 = \frac{MB}{Mb} \frac{F}{F} \times \frac{Mb}{mb} \frac{F}{F} = \sigma \text{ gesperbert, } \varphi \text{ schwarz.} \end{array}$$

$$\begin{array}{c} F_2 = \frac{MB}{Mb} \frac{F}{F} \times \frac{Mb}{Mb} \frac{F}{F} \times \frac{MB}{mb} \frac{F}{F} \times \frac{Mb}{mb} \frac{F}{F} \\ = 1 \text{ schwarzer } \times 1 \text{ gesperberter Hahn, 1 schwarze } \times 1 \text{ gesperberte Henne.} \end{array}$$

3. Gesperbertes $\sigma \times$ schwarzes F_1 - φ

$$\begin{array}{c} \frac{MB}{MB} \frac{F_1}{F_1} \times \frac{Mb}{mb} \frac{F_1}{F_1} = \frac{MB}{mb} \frac{F_1}{F_1} \times \frac{MB}{mb} \frac{F_1}{F_1} \\ = \sigma \times \varphi \text{ gesperbert.} \end{array}$$

4. Schwarzer Hahn \times gesperbertes F_1 - φ

$$\begin{array}{c} \frac{Mb}{Mb} \frac{F}{F} \times \frac{MB}{mb} \frac{F_1}{F_1} = \frac{MB}{Mb} \frac{F}{F} \times \frac{Mb}{mb} \frac{F}{F} \\ = \text{gesperberte } \sigma, \text{ schwarze } \varphi. \end{array}$$

Alle weiteren Kombinationen lassen sich mit Leichtigkeit aus dem Gegebenen ableiten. —

Die Zahl der Faktoren, für die eine geschlechtsgebundene Vererbung angenommen wird, ist eine verhältnismäßig große. Da jedoch bisweilen ein und derselbe Faktor unter verschiedener Benennung figuriert, so verkürzt sich die Liste um ein beträchtliches. Zweifelsohne im Geschlechtschromosom lokalisiert, oder anders ausgedrückt, mit M festgekoppelt, sind folgende Faktoren:

1. Der eben besprochene Sperberungsfaktor.

2. Ein Faktor, der die Entwicklung des goldenen resp. braunen Pigmentes verhindert. Seine Anwesenheit verursacht die Entstehung der silberhalsigen Rassen, wie bei Davenport's (36, 37) Brahma \times Leghorn-Kreuzungen oder bei Sturtevant's (152, 153) Arbeiten mit Columbian Wyandottes. Dunn (43) führt die Existenz aller Columbia-artigen Rassen, die sich seiner Ansicht nach von ähnlich gezeichneten, aber rotbraunen, Hühnern ableiten, auf den Erwerb dieses Verhinderungsfaktors zurück.

Wahrscheinlich wandelt der gleiche Verhinderungsfaktor Goldlack oder goldgesprenkelte Hühner in die silbernen Rassen um. Die geschlechtsbegrenzte Vererbung wurde hier von Hagedoorn (11, 82, 83), Lefevre (103), Jones (95), Punnet und Pease (146) nachgewiesen.

3. Geschlechtsgebunden vererbt sich der Faktor, der die Abänderung der braunbrüstigen Kämpfer von den gewöhnlich schwarzbrüstigen oder bankivafarbigem bedingt. Dieser Faktor ist rezessiv. Hagedoorn (82) kreuzte bankivafarbige Kämpfer mit braunroten Kämpferhennen. Söhne und Töchter waren bankivafarben. Bei der reziproken Kreuzung waren alle Söhne schwarzbrüstig wie die mütterliche Rasse, alle Töchter braun-rot wie der Vater. Derselbe Faktor bewirkt eine charakteristische Veränderung der Dunen. Die Bankiva-Küken besitzen einen braunen Streifen, die braun-roten Küken sind schwarz. Streifung ist dominant und geschlechtsgebunden. Bezeichnen wir mit S den Faktor, der sowohl die Bankivafärbung des ausgewachsenen Tieres, wie den charakteristischen Rückenstrich der Dunen bedingt, so ist Bankiva-schwarzbrüstiges ♂ $\frac{MS}{MS} \frac{F}{F}$; Bankiva ♀ = $\frac{MS}{ms} \frac{F}{F}$; rotbrüstiges ♂ = $\frac{Ms}{Ms} \frac{F}{F}$; rotbrüstiges ♀ = $\frac{Ms}{ms} \frac{F}{F}$.

4. Ein Faktor, der die Ausbildung des schwarzen Pigmentes im Unterhautbindegewebe verhindert. Der Fall ist von Bateson und Punnett (10) sehr genau analysiert worden. Da Bateson und Punnett, wie schon hervorgehoben, geschlechtsgebundene Vererbung als „Abstoßung“ zwischen den Faktoren F und I (Inhibitor für Pigment) definierte, wir jedoch auf Grund der Lokalisation der Faktoren in einem Chromosom von einer Koppelung zwischen M und I sprechen, ist die Formulierung hier etwas abweichend von der von Bateson und Punnett gegebenen. Ich gebe sie in größerer Ausführlichkeit, da sich an die Versuche eine Frage von theoretischem Interesse anschließt.

Bateson und Punnett kreuzten Seidenhühner und Italiener (vgl. S. 200). Das Merkmal, das analysiert wird, ist die schwarze mesodermale Pigmentierung. Die Seidenhühner sind homozygot für einen Faktor P, der die Pigmentierung verursacht. Die Italiener besitzen diesen Faktor nicht, hingegen einen Verhinderungsfaktor I für mesodermale Pigmentierung. I ist gekoppelt mit M.

$$\begin{aligned} \text{Italiener } \sigma &= \frac{F}{F} \frac{MI}{MI} \frac{p}{p}; \quad \text{♀} = \frac{F}{F} \frac{MI}{mi} \frac{p}{p}; \\ \text{Seidenhuhn } \sigma &= \frac{F}{F} \frac{Mi}{Mi} \frac{P}{P}; \quad \text{♀} = \frac{F}{F} \frac{Mi}{mi} \frac{P}{P}. \end{aligned}$$

F₁

a) Seidenhuhn ♀ × Italiener ♂

$$\frac{Mi}{mi} \frac{P}{P} \times \frac{MI}{MI} \frac{p}{p}; \quad F_1 = \frac{Mi}{MI} \frac{P}{p} \times \frac{MI}{mi} \frac{P}{p}$$

= + , die nicht so dunkel pigmentiert sind, wie die Seidenhühner, d. h. heterozygot für P und I. Angedeutet sei diese Art von Pigmentierung durch die Symbole ♂⁺ und ♀⁺.

β) Italiener ♀ × Seidenhuhn ♂

$$\frac{MI}{mi} \frac{p}{p} \times \frac{Mi}{Mi} \frac{P}{P}; F_1 = \frac{MI}{Mi} \frac{P}{p} \times \frac{Mi}{mi} \frac{P}{p}$$

= leicht pigmentierte , dunkle , da diese den Verhinderungsfaktor I überhaupt nicht besitzen. Als Ausnahme trat unter 32 ♂ 1 hell pigmentiertes ♀ auf.

Hiermit wäre die Liste von Faktoren, die ohne Zweifel geschlechtsgebunden vererbt werden, erschöpft. Weniger sicher steht geschlechtsgebundene Vererbung für folgende Merkmale fest:

1. Nach Hagedoorn (83) soll sich die Blaufärbung der Witkuiven geschlechtsgebunden vererben. Nach den Angaben eines Züchters, Mr. Smits, geben blaue ♀ × schwarze ♂ in F₁ blaue ♂ und schwarze ♀¹⁾.

2. Augenfarbe bei Italiener × Langshan-Kreuzung. Punnett-Bayley (144). Es handelt sich anscheinend um ein geschlechtsbegrenztes Merkmal (S. 200).

3. Serebrovsky (148^b) hält die langsame Befiederung der Junghühner, wie sie manchen Rassen, z. B. den Plymouth-Rocks im Gegensatz zu den Orloffs eigentümlich ist, für eine geschlechtsgebundene Eigenschaft.

4. Hohe Fruchtbarkeit der Hennen nach Pearl (116). Goodale entwickelt eine auch auf Pearls Material passende Hypothese, die den geschlechtsgebundenen Faktor für hohe Fruchtbarkeit nicht enthält.

5. Goodale (67) hält es für möglich, daß einer der Faktoren, der Brütlust bei Hennen bestimmt, geschlechtsgebunden ist. Er selbst betrachtet diese Annahme aber nur als Arbeitshypothese.

C. Theoretisches zur Faktorenanalyse.

Einige theoretische Fragen sind noch im Anschluß an die Zusammenstellung der bisher bekannten Erbfaktoren zu besprechen. Zuerst ist festzustellen, daß trotz der gegenteiligen Ansicht einiger Autoren, z. B. von Cunningham (29) als auch von Lotsy und Kuiper (106^b), alle Merkmale abhängig sind von Faktoren (Genen), die entsprechend den Mendelschen Regeln, den Gesetzen der Spaltung und freien Kombination unterworfen sind. Irgend ein Anhaltspunkt für einen anderen Erbmechanismus fehlt vollkommen. Auch die Angaben von Bond (14), daß eine regenerierte Gonade veränderte Erbqualitäten besäße, braucht nicht weiter diskutiert zu werden. Mit den Anschauungen der modernen Genetik stimmt ferner das

¹⁾ Im Text steht „the blues of F₁ are all females and the blacks are all males“. Das beruht wohl auf einem Versehen, da es weder mit der Theorie noch mit der gegebenen Abbildung im Einklang steht.

Vorkommen von Koppelungsgruppen überein, wie wir sie bei der geschlechtsgebundenen Vererbung kennen gelernt haben (S. 227). Es ist eigentlich merkwürdig, daß bei der doch immerhin recht beträchtlichen Zahl von bekannten Genen nicht noch andere in den Autosomen lokalisierte Koppelungsgruppen bekannt sind. Nur bei der Deutung der blauen Farbe der Andalusier wird von Goldschmidt, Hagedoorn und Lippincott mit der Annahme von zwei absolut gekoppelten Faktoren gearbeitet. Wenn auch, wie auf S. 195 dargelegt wurde, für diese Hypothese vieles spricht, kann dieser Fall wegen mancher noch bestehenden Unklarheiten doch nicht als Beweis für die Existenz einer weiteren Koppelungsgruppe angesehen werden. Ebenso wenig das von Davenport (31) beobachtete Zusammentreffen von weiten Nasenlöchern und Fehlen von einfachem Kamm. Denn hier handelt es sich um eine Korrelationserscheinung, nicht um eine Koppelung zweier Gene. — Eher noch scheint mir die Bankivafärbung durch die Koppelung verschiedener Gene zustande zu kommen. Cunninghams (29) und Lotsys (106b) Kreuzungen weisen sogar auf die Möglichkeit eines Faktorenaustausches hin. Wahrscheinlich beruht das Fehlen von weiteren Koppelungsgruppen in erster Linie auf der noch nicht ausreichenden Durcharbeitung des Materials. Jedoch ist auch zu bedenken, daß die Zahl der Chromosomen eine recht hohe ist und sich dadurch auch die Aussicht für eine größere Anzahl unabhängig mendernder Gene erhöht. —

a) Faktorenaustausch.

Sobald wir verschiedene Gene kennen, die in einem Chromosom lokalisiert sind, ist die Möglichkeit gegeben, das Objekt auf den Austausch von Faktoren, wie er bei *Drosophila* stattfindet, zu prüfen. Wir kennen nun mit Sicherheit vier Gene, die in dem Geschlechtschromosom lokalisiert sind und deren Austauschwerte sich demnach bestimmen lassen müßten. — Versuche zur Lösung dieser Frage sind bisher von Goodale (63), von Haldane (84) und von Serebrovsky (148b) gemacht worden. Goodale hat 1917 nur einen kurzen Bericht veröffentlicht. Die ausführliche Arbeit ist meines Wissens nicht erschienen. Goodale arbeitete mit drei dominanten, geschlechtsgebundenen Eigenschaften, die er mit B, I und S bezeichnet. Welche Eigenschaften gemeint sind, gibt Goodale nicht näher an, voraussichtlich handelt es sich um den Sperberungsfaktor (B), den Inhibitor für mesodermales Pigment (I) und den Verhinderungsfaktor für gelbes Pigment (S). B, I wurden von einer Seite angeführt, S von der anderen.

Alle $F_1 \text{ } \sigma \sigma$ hatten die Formel $\frac{\text{MBIs}}{\text{MbIS}}$. Sie wurden mit $\frac{\text{MbIs}}{\text{mbis}} \text{ } \varnothing \varnothing$ rückgekreuzt. In F_2 traten nun wieder $\sigma \sigma$ auf, die sowohl B wie I und S erhielten. Das ist nur möglich, wenn durch Faktorenaustausch ein Chromosom BIS gebildet worden war. — Andere Austauschklassen sollen auch noch vorhanden sein, doch sollen sie erst später beschrieben werden. Der Faktoren-

austausch fand nur beim Männchen statt, doch hielt Goodale sein Material noch für zu klein, um die Möglichkeit eines Austausches im weiblichen Geschlecht schon jetzt definitiv verneinen zu können.

Haldane arbeitete mit dem Sperberungs-faktor B und dem Faktor S, der goldgefärbte Hecheln in silberne verwandelt. Brauner Italienerhahn

Mbs mit Plymouth Rockshenne $\frac{\text{MBS}}{\text{mbs}}$ wurden gekreuzt und dann ein F₁

mit Italiener $\frac{\text{MBS}}{\text{Mbs}} \times \frac{\text{Mbs}}{\text{mbs}}$ sind ohne Faktoren

austausch zu erwarten: $\frac{\text{MBS}}{\text{Mbs}} \times \frac{\text{Mbs}}{\text{Mbs}} \times \frac{\text{MBS}}{\text{mbs}} \times \frac{\text{Mbs}}{\text{mbs}}$, d. h. silberne ge-

sperberte Hähne \times goldene ungesperberte Hähne \times silberne gesperberte Hennen \times goldene ungesperberte Hennen in gleicher Anzahl. Tatsächlich gefunden wurden aber:

30 gesperberte, silberne	$\frac{\text{MBS}}{\text{Mbs}} \sigma \times \frac{\text{MBS}}{\text{mbs}} \varphi,$
17 nicht gesperberte, silberne	$\frac{\text{Mbs}}{\text{Mbs}} \sigma \times \frac{\text{Mbs}}{\text{mbs}} \varphi,$
10 gesperberte, goldene	$\frac{\text{MBS}}{\text{Mbs}} \sigma \times \frac{\text{MBS}}{\text{mbs}} \varphi,$
21 ungesperberte, goldene	$\frac{\text{Mbs}}{\text{Mbs}} \sigma \times \frac{\text{Mbs}}{\text{mbs}} \varphi.$

„Dies entspricht einer Serie von Spermatozoen 30 BS; 17 bS; 10 Bs; 21 bs oder 27 cross-overs unter 78 Fällen.“ Der Austauschwert betrüge danach 34,6⁰/₁₀. — Die Zahl der gesperberten und ungesperberten ist praktisch genommen gleich, doch besteht ein Überschuß von ca. 50⁰/₁₀ von Silber über Gold, die Haldane durch eine selektive Sterblichkeit erklären zu müssen glaubt. — Abweichende Resultate lassen sich gewiß recht häufig durch selektive Sterblichkeit erklären, doch ist es immer sehr wünschenswert, wenn weitere Anhaltspunkte für die Annahme gebracht werden. Haldane ist nicht in der Lage, solche zu geben.

Serebrovsky (148b) arbeitete mit dem Sperberungs-, Silber- und Befiederungsfaktor. Seine Angaben sind sehr unvollkommen.

Durch Goodale und Haldane scheint mir die Möglichkeit eines Faktorenaustausches zwischen den x-Chromosomen des Männchens und damit für das männliche Geschlecht überhaupt festgestellt zu sein. Unentschieden ist die Frage beim Weibchen. Goodale hält einen Austausch der geschlechtsgebundenen Faktoren für unwahrscheinlich, doch sind seiner eigenen Ansicht nach seine Versuche nicht entscheidend. Haldanes Kreuzungen sind ebenfalls nicht so angelegt, daß sie Aufschluß geben könnten. Cole und Kelley (28) verneinen in ihrer Taubenarbeit, die wohl ohne weiteres als vergleichbar herangezogen werden darf, die Möglichkeit eines Austausches zwischen den

Geschlechtschromosomen beim Weibchen. Doch sind auch ihre Zahlen noch sehr klein und daher nicht voll beweisend. Immerhin scheint mir ein Faktorenaustausch zwischen geschlechtsgebundenen Faktoren wenn überhaupt, so doch viel seltener als beim Männchen vorzukommen. Damit ist aber keineswegs gesagt, daß der Austausch beim Weibchen überhaupt unmöglich ist. Denn alle diese Arbeiten beschäftigen sich ja mit Genen, die in den Geschlechtschromosomen lokalisiert sind. Da das Weibchen aber heterozygot ist, also, was zytologisch bekanntlich noch nicht feststeht, entweder xy- oder XO-Chromosomen besitzt, sagt der fehlende Austausch zwischen geschlechtsgebundenen Faktoren nicht das geringste über einen solchen zwischen den Autosomen aus. Wir kennen ja aber noch nicht einmal Koppelungsgruppen in diesen, haben also bisher keine Möglichkeit, den Faktorenaustausch zu prüfen. — Erwähnen will ich hier nur kurz, daß Lotsy und Kuiper (106^b) auf Grund eigener und Cunninghams (29) Versuche Austausch zwischen färbungsbestimmenden Faktoren ($J = \text{Jungle pattern}$) für möglich halten.

Es sind hier nun noch die Fälle zu besprechen, die Sturtevant (153) und Bridges (25, 26) als „partial sex-linked“, als teilweise geschlechtsgebunden, bezeichnet haben, und die in der Literatur vielfach erörtert worden sind. Bekanntlich sind bei Versuchen mit geschlechtsgebundener Vererbung bei Tauben (25), Kanarienvögeln (42), Hühnern (10), Schmetterlingen usw. des öfteren einige wenige Ausnahmen gefunden worden, bei denen das eine Geschlecht die Merkmale besitzt, die den Erwartungen nach eigentlich dem anderen Geschlecht zukämen. Sturtevant und nach ihm Bridges, haben versucht, die Ausnahmen auf Grund eines Faktorenaustausches zu erklären. Es müßte demnach der heterozygote geschlechtsbestimmende Faktor (M) und der geschlechtsgebundene Faktor, den wir mit A bezeichnen wollen, so nahe im gleichen Chromosom liegen, daß sie zwar gekoppelt sind, aber nicht so fest, als daß die Koppelung absolut wäre. Schreiben wir die Formel für das

$$\begin{array}{l} F \text{ MA} \\ ? \text{ F ma} \end{array}$$
 so wird an die Möglichkeit einer Gametenbildung $F \text{ Ma}$ und $F \text{ mA}$ gedacht. Die Hypothese setzt natürlich voraus, daß bei den Vögeln usw. das x-Chromosom einen Partner (y) hat, was ja möglich, wenn auch nicht bewiesen ist. Sie sagt ferner, daß im y-Chromosom unter Umständen dominante Faktoren enthalten sein können. Das steht nicht im Einklang mit den Befunden bei *Drosophila*, doch dürfen wir wohl kaum auf Grund derselben ohne weiteres die Annahme, daß das y-Chromosom „leer“ ist, auf andere Objekte übertragen. Schmidts (148^a) Untersuchungen bei *Lebistes* machen es ja sehr wahrscheinlich, daß bei den Fischen das y-Chromosom Faktoren enthält. — Somit wäre vom theoretischen Standpunkt aus die Hypothese eines Austausches zwischen x und y zwar eigenartig, aber doch des Nachprüfens wert. — Merkwürdigerweise sind Batesons Seidenhuhnversuche, obgleich erwähnt, weder von Sturtevant noch von Bridges näher auf unsere Frage durchgearbeitet worden, obgleich sie viel besseres Material

geben, als die besprochenen Tauben- und Kanarienvögelarbeiten. Ich will daher kurz die hierher gehörigen Kreuzungen von Bateson und Punnett anführen.

1. Wie auf S. 231 erwähnt, trat bei der Kreuzung Italiener \times Seidenhuhn σ^7 unter 32 \varnothing ein schwach pigmentiertes als Ausnahme auf. Sein Entstehen wird erklärt, wenn das Italienerweibchen gelegentlich Gameten (Mi)p und (mI)p bildete, wenn also die Koppelung zwischen M und I keine absolute wäre.

2. Eine weitere Ausnahme führt Bateson unter 4 β an. Gekreuzt wurden $F_1 \varnothing \times \sigma^7$ oder $\frac{Mi}{Mi} \frac{P}{P} \times \frac{Mi}{mi} \frac{P}{p}$

	σ^7	σ^7	σ^7	
Erhalten	24	31	56	4
Erwartet	27,5	27,5	60	—

Die 4 hell pigmentierten entsprechen nicht den Erwartungen, entstanden aber, wenn ausnahmsweise das Weibchen Gameten (mI) bildete.

3. $F_2 \alpha \sigma^7 \times$ Italiener \varnothing

$$= \frac{Mi}{Mi} \frac{P}{P} \times \frac{Mi}{mi} \frac{p}{p} = \frac{Mi}{Mi} \frac{P}{p} \times \frac{Mi}{mi} \frac{P}{p}$$

Erhalten wurden 21 $\sigma^7 \times$ 33 $\varnothing\varnothing$, den Erwartungen entsprechend. Dazu als Ausnahme 1 σ^7 und 2 $\varnothing\varnothing$.

4. Ein Seidenhuhn, heterozygot für P, wurde mit einer ägyptischen Henne, die den Verhinderungsfaktor I nicht besitzt, gekreuzt, und auf diese Weise ein $\frac{p}{p} \frac{i}{i}$ -Stamm erhalten. Die Kreuzung $\frac{Mi}{Mi} \frac{p}{p} \times \frac{MI}{mi} \frac{P}{p}$ ergab:

	σ^7	σ^7	σ^7	σ^7	\varnothing	\varnothing
Erhalten	1	102	95	101	4	93
Erwartet	—	99	99	99	—	99

also als Ausnahme 1 σ^7 und 4 \varnothing .

Auch die unter 3 und 6 aufgeführten Ausnahmen lassen sich als unvollständige Koppelungen zwischen M und I erklären.

An der Hand der Seidenhuhangaben läßt sich am besten eine Erwiderung auf die Einwände von Little (106²³) gegen die Theorie der teilweisen Geschlechtsgebundenheit und auf seine eigene Theorie der Faktorenveränderung (factorial change) geben. Little, der einen Austausch zwischen x und y an und für sich für unwahrscheinlich hält, spricht sich bei einer Nachprüfung der Tauben- und Kanarienvögelarbeiten gegen denselben hauptsächlich deshalb aus, weil den Ausnahme- \varnothing ebensoviel Ausnahme- σ^7 gegenüberstehen müßten, was bei Tauben und Kanarienvögeln nicht der Fall ist. Bei den Seidenhühnern sind aber unter Nr 3 und 4 die entsprechenden Aus-

nahme- aufzutreten, wenn auch in etwas zu geringer Zahl. Dadurch verliert Little's Einwand, wie er selbst zugibt, an Bedeutung. — Wenn Little sich gegen die von Bridges 1916 versuchte Erklärung durch „non disjunction“ wendet, so teile ich ganz seine Ansicht, daß sie keine glückliche ist. Auch für die Seidenhühner kommt sie nicht in Betracht. — Little selbst versucht, durch eine dritte Hypothese, derjenigen der Faktorenveränderung — man könnte dafür ebensogut Mutation sagen — den Tatsachen gerecht zu werden. Er hält es für wahrscheinlich, daß der geschlechtsgebundene Faktor bisweilen vom rezessiven in den dominanten Zustand mutiert. Auf unsere Seidenhühner angewendet müßte der Faktor i beim Männchen bei der Gametenbildung ab und zu in das dominante I verändert werden. Nr. 1 und 2 der Seidenhuhnbeispiele läßt sich auf Grund dieser Annahme ebensogut erklären, wie die von Little besprochenen Tauben- und Kanarienvögel-Ausnahmen. Schwieriger wird es bei Nr. 3 und 4, da hier nicht nur das I des Männchens in i , sondern auch das i des Weibchens in I mutiert haben müßte. Das ist aber eine sehr unwahrscheinliche Annahme. — Überhaupt muß man sich darüber klar sein, daß, wenn man sich hier für die Erklärung der Ausnahmen durch Faktorenmutation entschließt, man konsequenterweise dasselbe Prinzip, wie es Little ja auch getan hat, auf andere, bisher durch die Austauschhypothese erklärten Fälle anwenden muß. — Von diesem Gesichtspunkt aus gewinnt die Frage allgemeineres Interesse

b) Dominanzerscheinungen.

Viele Forscher, so namentlich Davenport (34), haben sich mit den Dominanzerscheinungen bei Hühnerbastarden sehr beschäftigt. Daß die Dominanz eines Gens über sein Allelomorph meistens keine vollkommene ist, daß sich die Heterozygoten fast stets von den Homozygoten unterscheiden lassen, ist uns heute, wo wir die Ausbildung eines Merkmals als abhängig von der quantitativen Wirkung der Gene erkannt haben, zur Selbstverständlichkeit geworden. Damit erledigen sich die z. T. recht ausgedehnten Erörterungen über die Unvollständigkeit der Dominanz. Begreiflich ist es, daß sie sich gerade an die Untersuchungen mit Hühnern angeschlossen haben, denn sie bieten uns viele schöne Beispiele einer intermediären F_1 -Generation. — Etwas mehr Schwierigkeiten bereitet uns die Erklärung der wechselnden Dominanz, wie wir sie bei der Heterodactylie, dem Syndactylismus, der Beinbefiederung usw. kennen gelernt haben. Morgan (109^{3a}) äußert sich hierüber bei einer Besprechung der Auffassung von Davenport. Seiner Ansicht nach ist die Dominanz eines Merkmals weitgehend abhängig von äußeren und inneren Faktoren. Die ersteren sind meist leicht zu erkennen, wie an dem Beispiel von *Drosophila*, Mutation „abnormes Abdomen“ erörtert wird. Trockenheit oder Feuchtigkeit der Nahrung bestimmen die vorhandene oder fehlende Dominanz des Merkmals. Das Vorhandensein von inneren, die Dominanz eines Merkmals beeinflussenden Faktoren ist

natürlich weit schwieriger nachzuweisen, doch ist es ohne weiteres klar, daß ihre Anwesenheit die strittigen Resultate begreiflich macht. Wenn z. B. beim Syndactylismus (S. 214) in F_1 nur normalzellige Individuen, in F_2 entgegen den Erwartungen der Mendelspaltung nicht 25^{0/100}, sondern nur 10^{0/100} Syndactyle zu finden sind, ist anzunehmen, daß das Merkmal Syndactyl rezessiv ist, daß aber selbst bei homozygoten Individuen die phänotypische Erscheinung normal sein kann, da innere Faktoren die Ausbildung des Merkmals verhindern können.

Davenport hält dagegen den syndactylen Typus für den dominanten, da zwei Syndactyle normale Nachkommen geben können; nach ihm ist der dominante Typ derjenige, der den rezessiven in sich tragen kann. Er übersieht hierbei, daß die „normalen“ Nachkommen nur äußerlich normal, ihrem Erbgut gemäß jedoch syndactyl sind. Seine Definition von rezessiv und dominant beruht auf den Vorstellungen der Presence- und Absence-Theorie und muß, entsprechend unserer jetzigen Ansicht über die Natur der Gene, fallen gelassen werden.

Bemerkenswert ist, daß die Merkmale mit Dominanzwechsel zu denjenigen gehören, die Haecker (80, 81) als Merkmale mit komplex verursachter Entwicklung bezeichnet. Sie sind, wie wir gesehen haben, aus den verschiedensten Gründen schwer analysierbar und daher führt Haecker in seiner Phäno-genetik auch gerade die Untersuchungen über Polydactylie und Syndactylie der Hühner als Beispiele dafür an, daß derartige komplex verursachten Merkmale sich nicht den mendelschen Regeln unterwerfen, sondern „unreine“ Spaltungen ergeben. Zugegeben muß allerdings werden, daß die Mendelanalyse der eben erwähnten Eigenschaften noch sehr unvollkommen ist. Doch scheint mir dies nicht durch unreine Spaltung bedingt zu sein, sondern durch die große Anzahl von Faktoren, die an dem Zustandekommen eines Merkmals, das von vielen Geweben aufgebaut wird, beteiligt sind.

Das Dominanzproblem spielt auch in A. von Tschermaks (160, 161) Erörterungen „über das verschiedene Ergebnis reziproker Kreuzungen bei Hühnerarten“ eine große Rolle. Er meint, bei Kreuzungen von Cochlin gelb \times Minorka weiß eine wechselnde Dominanz erhalten zu haben, je nach der Richtung, in der die Kreuzung vorgenommen wurde. Als Merkmale wurden untersucht Kammform, Pigmentierung des Gefieders und der Beine und die Befiederung der Schäfte. Tschermak meint, daß für Pigmentierung und für die Befiederung der Schäfte der Muttertypus die Dominanz bestimme, der Vater aber entscheidend sei für die Ausbildung des Kammes. Auf diese an 161 Bastarden gewonnene Beobachtung stützt er seine Theorie der „Genasthenie“ oder Anlagenschwächung.

Die von Tschermak gemachten Angaben stimmen mit der Anschauung von Züchtern, daß reziproke Kreuzungen verschieden ausfallen, überein. Auch Davenport (33) glaubt einen größeren Einfluß der Mutter in bezug auf

Gewicht, Beinbefiederung und Färbung bei den Brahma \times Leghorn-Kreuzungen gefunden zu haben. Andere Autoren jedoch wissen nichts Ähnliches zu berichten. Ich hebe nur Batesons Urteil (7, Rep. II, S. 94) hervor, der ausdrücklich die Gleichheit reziproker Kreuzungen hervorhebt. Bateson und Punnett haben nichts von einer wechselnden Dominanz bei der Vererbung der Kammformen bemerkt und ihr Material erstreckt sich auf mehr als 12500 Versuchstiere. — Jedenfalls scheinen mir die Angaben Tschermaks nicht zu genügen, um sich mit einer so komplizierten Theorie wie die „Genasthenie“ befreunden zu können, und wenn auch Tschermak „nicht dafür garantieren kann, daß eine gewiß sehr wünschenswerte Wiederholung der Versuche mit anderen Ausgangsindividuen sicher zu denselben Ergebnissen führen werde“, so müßte sich doch die Tatsache einer fehlenden Reziprozität unschwer feststellen lassen, wenn man nur mit genetisch genau untersuchten Ausgangstieren arbeitet. — Lotsy und Kuiper (1906^b), die sich in ihrer kürzlich erschienenen Arbeit ebenfalls mit Tschermaks Theorie beschäftigen, kommen ebenfalls zu der Überzeugung, daß das Tschermaksche Material genetisch nicht rein gewesen ist. Ihre eigenen Resultate jedoch, ebenso wie die gegebene Interpretation durch Heterozygotie beim Männchen, tragen nicht dazu bei, die komplizierten Erbverhältnisse wesentlich zu klären (vgl. S. 209).

D. Artkreuzungen.

Die Haushuhnrasen sind, soweit nicht Größenunterschiede die Kopulation unmöglich machen, untereinander unbegrenzt fruchtbar. Dasselbe scheint auch von den wilden Kammhühnern, im besonderen von *Gallus bankiva*, *G. sonnerati* und *G. varius* zu gelten. Wenn auch wissenschaftliche Kreuzungsversuche nur sehr selten gemacht sind (Cunningham [29], Ghigi [51], Kuiper [1906^b]), so läßt sich doch schon heute nach den Berichten von anerkannten Forschern sagen, daß die Bastarde weitgehend fortpflanzungsfähig sind. Poll (1937) bildet einen Schnitt durch einen Eierstock eines *Gallus sonnerati* $\sigma^7 \times$ *Gallus bankiva* φ -Mischlings ab. Die Oogenese ist vollkommen normal.

Die nächsten Verwandten der Kammhühner sind nach dem Urteil der Systematiker die rebhuhnartigen Vögel, Fasanen und Pfaue. Sie werden als *Phasianinae* zusammengefaßt. Nahe verwandt mit ihnen ist die Gruppe der Perlhühner, die sogar von Fürbringer (1899) als Unterfamilie der *Numidinae* nahe der gemeinsamen Stammwurzel abgezweigt werden.

Die Kreuzungen der *Phasianidae* untereinander sind von Poll (1936 bis 1940) eingehend bearbeitet worden unter dem Gesichtspunkt der Verwandtschaftsbestimmung nach dem Grade der Fertilität der Bastarde. Bekanntlich teilt Poll die Mischlinge in Tokonothis, d. h. Mischlinge, die reife Samenzellen gelegentlich ausbilden können, und in Steironothie, welche obligatorisch fortpflanzungsunfähig sind. Je nachdem in den Hoden der Steironothi die

Spermiogenese fortgeschritten ist, unterscheidet Poll noch drei Untergruppen, und zwar dimitotische, monomitotische und apomitotische Steironothi. Bei der ersten Gruppe schreitet die Samenreife bis zur Bildung der PräspERMiden, bei der zweiten nur bis zur Bildung der Spermiocyten fort. Bei den apomitotischen Steironothi sind nicht einmal mehr Spermiogonienteilungen zu finden. Poll ist der Ansicht, daß durch das Studium der Spermiogenese die Verwandtschaftsbeziehungen besser klargelegt werden, als durch andere systematische Merkmale.

Die Artkreuzungen, die bisher ausgeführt wurden, sind nicht sehr zahlreich. Guyer (72) berichtet über Perlhuhn-Haushuhnkreuzungen, Poll (139), Cutler (31) und Wheeler (163) untersuchten Fasanen \times Hühner-Bastarde. Nach Guyer sind im Musée d'Histoire naturelle in Paris zwei Pfauhuhn \times Cochinhennen-Kreuzungen aufgehoben. In der Literatur sind noch einige weitere Angaben verstreut zu finden, die aber wohl mit einiger Skepsis aufzunehmen sind, wie z. B. diejenige von Bronhead (27) über fruchtbare Truthahn \times Huhn-Bastarde.

Guyer (72) gelangte 1905 in den Besitz von fünf erwachsenen Bastarden von Perlhuhn \times schwarz Langshan-Hahn. Sie ähnelten dem Vater in bezug auf Größe und Gewicht und werden im übrigen als „intermediär“ (?) bezeichnet. Das Gefieder war schwarz mit einigen weißen Flecken und leichter Sperberung. Da es lauter Männchen waren, besaßen sie alle die Sichelfedern des Schwanzes. Die Hoden waren normal groß, die Spermiogenese zeigte jedoch schwere Störungen, die Synapsis scheint das kritische Stadium zu sein, über welches hinaus die Samenbildung meist nicht fortschreitet. Nur ausnahmsweise findet Guyer auch das Vorkommen der vollendeten ersten Reifeteilung, aber niemals reife Spermien. —

Die Mischlinge von Fasan \times Haushenne sind schon lange bekannt (Poll [139]). Sie wurden wegen ihrer Schmackhaftigkeit gezüchtet und als Coquard bezeichnet. Sie sind größer als beide Elternarten, dem Kopf fehlen Kamm und Lappen, um die Augen sind die nackten Hautringe der Fasane angelegt. Die Mittelschwanzfedern nehmen eine intermediäre Länge ein, werden aber nach Fasanenart getragen. Nach Poll „herrschen bei der Kreuzung auch mit hellfarbenen Rassen die dunklen Töne vor. In der Zeichnung verschwinden nahezu regelmäßig auch ausgesprochene Muster bis zur Andeutung.“ Er zog 10 Mischlinge, von denen er 5 als Männchen, 3 als Weibchen erkennen konnte. — Das Ovarialgewebe besteht lediglich aus Stützgewebe, das von einem Keimepithel überzogen ist. Eizellen und Eifollikel fehlen vollständig.

Die Hoden der Bastardhähne sind klein und zeigen normal angeordnete Tubuli contorti. Sie ähneln einem ruhenden Winterhoden. Das Samenepithel ist im wesentlichen einschichtig, nur an wenigen Stellen zweischichtig. Eine Anzahl von Kernen wurden auf dem Synapsisstadium angetroffen. Mitosen

der Reifungsteilungen wurden nicht gefunden, doch muß es nach Poll (S. 876) dahingestellt bleiben, ob nicht hin und wieder die Phase der Synapsis überschritten wird. — Das scheint nun nach den Angaben von Cutler (31) auch der Fall zu sein. Cutler untersuchte Bastarde von Fasanenhähnen mit Gold-Campiner-Weibchen. Er erhielt etwa 12 Bastardhähne, merkwürdigerweise kein einziges Weibchen. Die ersten Unregelmäßigkeiten in der Spermiogenese treten nach dem Synapsisstadium auf. Anstatt normaler bivalenter Chromosomen wird eine wechselnde Zahl unregelmäßiger Chromatinbrocken gebildet. Teilungen der Spermatozyten erster Ordnung finden nicht mehr statt.

Wenn wir auf Grund dieser allerdings noch etwas spärlichen Angaben nach der Theorie von Poll die verwandtschaftlichen Beziehungen der Kammhühner zu den Fasanen einerseits, zu den Perlhühnern andererseits, bestimmen wollen, so müssen wir den Schluß ziehen, daß sie den Perlhühnern zum mindesten ebenso nahe wie den Fasanen stehen.

Es ist öfters diskutiert worden, ob bei Vogelbastarden das männliche Geschlecht das vorherrschende sei. Auch bei den eben besprochenen Kreuzungen beobachteten Guyer (74) und Cutler nur Hähne. Poll (140^a) hingegen berechnete ein Geschlechtsverhältnis von 52,2% Hähne und meint, daß andere Angaben sich aus Irrtümern und künstlicher Auslese erklären lassen. Die Weibchen sterben leichter ab und es ist meistens schwierig im Leben Bastardhähne und Hennen zu unterscheiden.

E. Abstammung. Mutationen. Domestikationsproblem.

Die Art- und Rassebildung ist bei dem Hausgeflügel wohl größer als bei anderen Haustieren und es ist daher begreiflich, daß die Fragen, wie die Domestikation, wie die künstliche Zuchtwahl eingewirkt hat, schon frühzeitig erörtert worden sind. Wenn ich am Schluß dieser Abhandlung ebenfalls darauf eingehe, so will ich nur versuchen, zu einer richtigen Fragestellung zu gelangen. Denn an eine Beantwortung ist beim heutigen Stand unserer Kenntnisse nicht zu denken.

Zunächst ist zu prüfen, ob ein mono- oder polyphyletischer Ursprung unserer Haushühner anzunehmen ist; denn je nachdem wir uns für die erste oder zweite Alternative zu entscheiden haben, ändern sich die Möglichkeiten für die Wirksamkeit der Domestikation.

Was wissen wir nun über die Abstammung der Hühner? Darwin (32), der als erster die Frage nach der Abstammung der Haustiere in ihrer Bedeutung für die Artbildung erkannt hat, widmet den Hühnern in seinem Buch über „Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation“ einen längeren Abschnitt. Er ist der Überzeugung, daß von allen Wildhühnern allein das jetzt noch in Ost-Asien lebende *Gallus bankiva* als Stammform in Frage kommt. Als Hauptgründe hierfür führt er an, daß viele Haushühner in ihrem ganzen Habitus dem *Gallus bankiva* außerordentlich

ähnlich sind, namentlich in bezug auf Haltung, Federform und Farbe, gezackten Kamm und Stimme. Das gilt ganz besonders für die alt-englischen Zwergkämpfer. — Diejenigen Merkmale, die die Haushühner besitzen, *Gallus bankiva* aber nicht, finden wir auch bei keiner andern Wildform, wie z. B. die fünfte Zehe der Dorkings, die Haube der Polen, die Seiden- und Struppfeder usw. Ferner sind die Haushühner unter sich und desgleichen mit dem *Bankiva*-Huhn unbegrenzt fruchtbar. Die Fruchtbarkeit der anderen Wildhuhnrasen, *Gallus Sonnerathi*, *Gallus Standleyi* und *Gallus erythropterus* unter sich und mit *Gallus bankiva* und Haushühnern glaubt Darwin in Abrede stellen zu müssen.

Infolge der Autorität von Darwins Namen ist die Annahme einer monophyletischen Abstammung der Hühner lange unbestritten geblieben. Erst in den letzten 10 Jahren ist die Frage verschiedentlich von neuem diskutiert worden. — Davenport (39) hält es für wahrscheinlich, daß außer dem *Bankiva*-Huhn noch eine andere wilde Art domestiziert worden ist, der unbekannte Stammvater des Malayischen oder Aseelhuhns. Das Malayische Huhn unterscheidet sich in der Tat in vieler Beziehung von den *bankiva*-ähnlichen (wie z. B. den Kämpfern und den Mittelmeerrassen): diese sind schlank gebaut und fliegen gut. Das Aseel-Huhn ist dick und hat kurze Flügel, die das Fliegen unmöglich machen. Die ersteren haben einen kurzen Kamm, dünne, olivenfarbige Beine, ein rotes Auge. Letzteres einen Erbsenkamm, dicke, gelbe Beine und ein helles Auge usw.

Davenport hält es für möglich, daß auf Neu-Guinea, Borneo oder den Philippinen die Knochen dieser postulierten Wildform noch einmal gefunden werden. — Demgegenüber kann man mit Darwin einwenden, daß das Aussterben einer Wildhuhnart keine sehr wahrscheinliche Hypothese ist, zumal die vier bekannten Arten in den am längsten und dichtesten bevölkerten Gegenden des Orients nicht ausgestorben sind. „Es gibt in der Tat nicht einen einzigen domestizierten Vogel, dessen wilde Stammform noch unbekannt oder ausgestorben wäre“ (Darwin).

Wichtiger sind die Einwände gegen eine monophyletische Abstammung auf Grund von beobachteten fruchtbaren Kreuzungen zwischen Wild- und Haushühnern. Ghigi (51) berichtet von einem Bastard zwischen einem Sonnerathuhn und einer Haushenne. Der Bastardhuhn, der als einziger von 11 Küken am Leben blieb, war in bezug auf Stimme und Figur intermediär, er zeugte mit einer Haushenne 30 Küken die der Mütter sehr ähnelten.

Sehr interessante Tatsachen teilt uns Hagedoorn (83) mit. Er beobachtete auf Java zahlreiche Bastarde zwischen *Gallus varius* und zahmen Hühnern. Sie werden von den Eingeborenen Bekisar genannt und ihre Zucht hat sich zu einer Art Spezialität ausgebildet. „Wir sahen verschiedene sehr schöne Hühner, die von Bekisar-Vätern stammten, in Käfigen. Wir erinnern uns eines weißen Männchens mit einem langen bläulichen Schwanz und

einem bronzenen Hals, bei dem jede Feder abgerundet und schwarz gesäumt wie bei *Varius* war, ferner an einen riesigen schwarzen Hahn, der den blauen Kamm und den medianen Halslappen von *Varius* besaß. In Ketangoengan West sahen wir zwei Kükenzuchten, deren Vater ein rötlicher Bekisar mit bläulichen Flügeln, medianem Halslappen und ungezacktem Kamm war. Der Bekisar stammte von einem Buff-Zwerg und einer *Gallus varius*-Henne ab.“ Die Eingeborenen behaupten, daß die Bekisar-Hennen mit wilden Männchen fruchtbar sind, und es scheint, als ob eine große Anzahl von den als reine Varius-Weibchen bezeichneten Tieren aus wiederholten Rückkreuzungen mit Varius-Männchen hervorgegangen sind. Die Javaner selbst halten *Gallus varius* für die Stammform ihrer Hühner. Nach Hagedoorn stimmt das sicherlich nicht, „doch sind eine große Anzahl von Varius-Charakteren ganz verbreitet bei den Kampong-Hühnern der Insel, z. B. der einfache mittlere Halslappen, der ungezähnte, blaue oder gelbe Kamm, die abgerundeten Halsfedern“. Jedenfalls ist die Variabilität der Hühner auf Java ganz enorm. Hagedoorn fand die verschiedensten Kammformen, Farben (nur die Bankivafarben waren selten) und viele Abnormitäten, z. B. Küken mit sehr spärlicher Befiederung. Manche waren ganz nackt mit Ausnahme von 12 Federn auf jeder Schulter.

Hagedoorn glaubt aus seinen Beobachtungen den Schluß ziehen zu müssen, daß *Gallus bankiva* zwar in erster Linie, doch nicht als alleinige Stammform für die Haushühner in Betracht kommt. Durch die Einkreuzung von andern Wildhühnern, in erster Linie von *Gallus varius*, ist die Variabilität erhöht worden und die mannigfache Rassebildung wird erst dadurch erklärlich.

Ich glaube, daß wir, angesichts der angeführten Argumente, nicht mehr an der Theorie der monophyletischen Abstammung der Haushühner festhalten können. Vermischung mit verschiedenen Wildhühnern wird stattgefunden und die Variabilität erhöht haben. — Es fragt sich nur, ob wir in der Kreuzung den einzigen rassenbildenden Faktor, wie Hagedoorn meint, vor uns haben. Ich glaube es nicht, sondern bin vielmehr der Ansicht, daß auch Artbildung durch Mutation, d. h. durch Veränderung der Erbmasse innerhalb einer reinen Linie stattgefunden haben muß. Freilich läßt sich hierbei kaum das Darwinsche Argument anführen, daß die meisten Merkmale unserer Haushühner, durch die sie sich von *Gallus bankiva* unterscheiden, auch bei keinem andern Wildhuhn vorkommen. Denn, wie Goldschmidt (54. S. 342) unter Anführung verschiedener Beispiele sagt, „ist es recht wahrscheinlich, daß viele den Wildformen fehlende Eigenschaften, die bei Haustieren erzüchtet wurden, nicht Mutationen darstellen sondern Bastardkonstruktionen“. Überhaupt muß zugegeben werden, daß Mutationen bisher einwandfrei nicht haben beobachtet werden können. Es gehört eben eine sehr sorgfältige Beobachtung und Erbanalyse dazu, um sagen zu können, daß einer beobachteten Veränderung des Phänotypus wirklich eine idioplas-

matische Mutation zugrunde liegt. — Zwar finden wir in der Literatur wiederholt Angaben über das Auftreten einer neuen Mutation. — Bateson (7 S. 113) erklärt eine mit seinen Erwartungen nicht übereinstimmende Kammform als eine Mutation. Barfurth (3) berichtet über das mutative Auftreten von polydaktylen Hühnern, Davenport (31) über Anurozygotie, Hurst (94) über eine plötzlich entstehende Fähigkeit, große Eier zu legen, Sarah Jones (96) über Seidenfederbildung in einem sonst normalfedrigen Hühnervolk. Alle diese Angaben halten aber den Anforderungen der modernen Genetik nicht stand, die Reinheit des Beobachtungsmaterials war nicht genügend bekannt und es ist nicht unmöglich, die sogenannten Mutationen als Aufspaltungen einer früher erfolgten Bastardierung zu erklären. Verhältnismäßig am zuverlässigsten ist noch die Beobachtung von S. Jones über die mutative Entstehung der Seidenfederigkeit. Da es sich hierbei jedoch um ein rezessives Merkmal handelt, muß freilich die Genveränderung schon eine oder mehrere Generationen zurückliegen und wurde erst durch das zufällige Zusammentreffen zweier rezessiven Individuen phänotypisch manifest. Das erschwert natürlich die Beurteilung dieses Falles.

Trotz der bisher negativen Erfahrungen glaube ich aber bestimmt, daß es bei einer genauen genetischen Analyse des Ausgangsmaterials gelingen wird, Mutationen mit aller Sicherheit festzustellen, und man kann daher wohl schon jetzt sagen, daß zwei Momente die Rassenbildung bei Hühnern bestimmen: 1. Genkombinationen. 2. Genmutationen.

Welche Rolle spielt nun die Domestikation? Das ist in bezug auf den einen rassenbildenden Faktor, die Genkombination leicht zu sagen. Erstens erleichtert oder macht sie die Kreuzung der im wilden Zustand geographisch und klimatisch getrennten Arten überhaupt erst möglich und trägt somit dazu bei, die Variabilität des Ausgangsmaterials zu erhöhen. Zweitens steigert sie den Wunsch der Menschen nach neuen Varietäten und veranlaßt so den Züchter, die absichtliche Erzeugung neuer Rassen in Angriff zu nehmen, was er durch Bastardierung der sich ihm anbietenden Varietäten erreicht. Das Verfahren der Züchter ist wohl von Alters her das gleiche geblieben, er arbeitet mit „Einkreuzungen von fremdem Blut“ und Selektion. So kann man z. B. jede beliebige Hühnerrasse in einer Zwergform erhalten durch Bastardierung mit irgend einer Zwergrasse. Über die Entstehung einer der bekanntesten Zwergrassen, der Sebrighths, sind wir durch den Bericht von Horner nach mündlichen Mitteilungen von Sir Th. Sebright genau orientiert (Davenport 33), und da das hier angewandte Verfahren wie Pearls Anfrage bei amerikanischen Züchtern ausdrücklich feststellt, auch heute noch das gebräuchlichste unter den Züchtern ist, sei kurz darüber berichtet. — Die erste Kreuzung fand zwischen einer Zwergrasse (wahrscheinlich Zwergkämpfer) und Polen statt. Durch Inzucht und Zuchtwahl wurden dann die gewünschten Merkmale fixiert, die Größe der Zwerg-

kämpfer und die Federzeichnung der Polen. Später fand dann Sir John zufällig auf dem Lande einen hennenfedrigen Zwerghahn, den er dann zur Einkreuzung benutzte und so seiner Rasse noch die weitere Eigenschaft „hennenfedrig“ übermittelte. —

Die zweite und schwierigere Frage ist nun, beeinflußt die Domestikation die Mutabilität? Es ist ja auffällig, daß die Wildformen so homogen, die zahmen Hühner so verschieden geartet sind. Ein erklärter Selektionist wird vielleicht sagen, das sei einfach darauf zurückzuführen, daß die Varietäten bei den Wildhühnern durch die natürliche Zuchtwahl wieder ausgemerzt, bei dem zahmen Geflügel im Gegenteil durch die künstliche Zuchtwahl erhalten werden. Das wäre freilich schwer zu verstehen bei Merkmalen, die für die Erhaltung der Art sicherlich gleichgültig sind, wie z. B. die Kammformen. — Es muß daher unbedingt die zweite Alternative erwogen werden, wird die Mutabilität durch die Domestikation erhöht und wenn ja, wird sie im Sinne einer Verbesserung der Rasse (vom Gesichtspunkt des Menschen aus) beeinflußt?

Ich glaube kaum, daß wir heute schon eine Antwort geben können. Wissen wir doch noch nichts über die Entstehung von Mutationen, haben wir sie doch noch bei keinem Tier und bei keiner Pflanze mit Sicherheit experimentell hervorrufen oder den Einfluß der Umwelt auf ihr Auftreten beobachten können. Ich halte es aber für sehr wichtig, wenn wir bei den Haustieren, von deren Beobachtung ja auch Darwin ausging, der Frage näher zu kommen versuchen. Das ist aber nur möglich, durch eine genaue morphologisch-physiologische und genetische Analyse, besonders von denjenigen Merkmalen, deren Nutzwert für den Züchter von jeher der gleiche gewesen sein muß. Bei den Hühnern ist daß die Fähigkeit zahlreiche Eier zu produzieren. Die Frage wäre also dahin zu präzisieren, hat die Domestikation durch direkte Bewirkung dazu beigetragen, die Eiproduktion zu erhöhen?

Wir wissen, daß sowohl Wild- wie Haushühner unendlich mehr Eianlagen in ihrem Ovar beherbergen, als je zur Reife gelangen können, daß also bei beiden die rein anatomischen Grundlagen für eine hohe Produktion vorhanden sind. Aber schon morphologisch unterscheiden sich die beiden Ovarien voneinander, indem in dem Eierstock des Haushuhns eine weit größere Anzahl von Ovocyten sich mit bloßem Auge erkennen läßt, als beim Wildhuhn. Nach den Angaben von Pearl (130) und Austin (1) sieht man beim Haushuhn 1900–2500 Oocyten, beim Wildhuhn nur 504. Dasselbe Verhältnis findet man bei zahmen und wilden Enten (Pearl [126]). — Wenn wir nach den Ursachen forschen, die das vermehrte Heranreifen von Eiern hervorrufen, so kommen zunächst äußere Umweltfaktoren in Betracht. Stieve (154) hat durch umfangreiche Untersuchungen nachgewiesen, daß psychische Momente, wie Verängstigung der Tiere, oder Beschränkung in der Bewegungsfreiheit

das Heranwachsen neuer Oocyten verhindert, ebenso die Degeneration bereits vorhandener bewirkt. Demnach würden schon die äußeren günstigeren Bedingungen, in die die Domestikation die Hühner versetzt, einen fördernden Einfluß ausüben. Bessere, namentlich wärmere Unterkunft, besseres Futter, größere Ruh durch den Schutz vor Angreifern, bewirken, daß die Fähigkeit des Ovars zur vermehrten Eiproduktion sich auswirken kann. Für diesen direkten Einfluß der Domestikation sprechen auch die von Pearl angeführten Beobachtungen einiger Züchter. Austin, der wildes Wassergeflügel zahmte, berichtet von der Mallard-Ente, die als Stammform der Rouen-Enten angesehen wird, daß sie 12–18 Eier in Freiheit, 80–100 in der Gefangenschaft legt, wenn man nur dafür Sorge trägt, daß die gelegten Eier täglich entfernt werden. Ebenso legen nach Duerden die Straube fast während der ganzen Brutzeit, wenn man nur die Eier entfernt, und die Tiere nicht brüten läßt. Dasselbe Verhalten ist bei den Tauben bekannt. Neben den Schutz, den man den Tieren gewährt, tritt in allen diesen Fällen noch die künstliche Unterdrückung des Brutinstinktes.

Soweit ist die Einwirkung der Domestikation als Förderung einer bereits vorhandenen Anlage klar. Nun bestehen aber auch noch genetische Unterschiede zwischen Wild- und Haushühnern, die die Eiproduktion beeinflussen. Einer von ihnen ist das Vorhandensein oder Fehlen des Brutinstinktes, der ja von Goodale (67 (siehe S. 218)) einer eingehenden Erbanalyse unterworfen wurde. Bewirkt schon die künstliche Unterdrückung des Instinktes eine vermehrte Ovulation, so natürlich noch viel mehr sein gänzliches Fehlen. Nicht brütende Rassen, wie z. B. die Mittelmeerhühner, gehören zu den besten Legern. Die Domestikation hat zweifelsohne zur Erhaltung und Verbreitung nichtbrütender Hühner, die im wilden Zustand keine Nachkommen haben würden, beigetragen. Ob außerdem noch, etwa durch das ständige Bestreben, die Hühner am Brüten zu verhindern, die Mutation in Nichtbrüter veranlaßt worden ist, darüber wissen wir nichts. Um dieser Frage näher zu kommen, müßten wir besser unterrichtet sein von den innersekretorischen Vorgängen, die die Brutperioden auslösen. Das Ovar scheint beteiligt zu sein, indem meistens, wenn auch nicht immer, eine stärkere Legetätigkeit vorangeht. Andererseits ist zu beachten, daß bei manchen Vögeln die Männchen das Brutgeschäft mit übernehmen und daß bekanntlich auch die Kapaune und Puter zum Brüten abgerichtet werden können. So genügt z. B. eine Gabe Schnaps, um den Puthahn zum „Sitzen“ zu veranlassen.

Der Brutinstinkt ist jedoch nicht der einzige genetische Faktor, welcher einen Unterschied in der Produktionsfähigkeit von zahmen und wilden Hühnern bedingt. So lückenhaft auch bisher trotz der mühsamen Untersuchungen von Pearl, Goodale und Hurst unsere Kenntnisse sind, so wissen wir doch, daß sich bei verschiedenen Hühnerrassen, wie z. B. Kämpfern und Plymouth Rocks die einzelnen Individuen hinsichtlich mehrerer Faktoren für Frucht-

barkeit erblich unterscheiden. Diese Differenzierung muß im Lauf der Zeiten, wahrscheinlich durch wiederholte Mutationen erworben sein und hiermit kommen wir wieder auf unsere Ausgangsfrage zurück, ob die Domestikation auf diese Mutationen einen richtenden Einfluß gehabt hat. Wieder müssen wir gestehen, daß die Zeit für eine Antwort noch nicht gekommen ist. Nicht undenkbar ist die Vorstellung, daß die erhöhte Beanspruchung, der das Ovar des Haushuhes allein durch den Einfluß der Züchtung ausgesetzt ist, einen Reiz auf dasselbe ausübt, der, durch Generationen wirkend, allmählich eine Funktionshypertrophie auslöst. Einen Beweis für die Reaktionsfähigkeit des Ovars sehe ich in den Versuchen Pearls (130). Durch Resektion eines Teils des Ovars veranlaßte er, daß im regenerierenden Teil eine größere Anzahl von Oocyten gleichzeitig heranwuchs, als je ein normales, nicht operiertes Ovar aufzuweisen hat.

Doch hier wären wir wohl an den Punkt gelangt, wo der Ausspruch Baur's „weniger theoretisieren, mehr experimentieren“ zu beherzigen ist. Erst wenn wir die morphologischen und physiologischen Grundlagen der Fruchtbarkeit besser kennen, erst wenn wir die bisher noch rätselhaften und unbestimmten „Erbfaktoren“ genauer analysiert haben, werden wir klarer sehen. Doch haben Theorien, wenn sie sich zurzeit auch nicht beweisen lassen, wenigstens das Gute, daß sie zu weiterer Forschung anregen. Und schließlich ist ja die Domestikation ein Experiment im großen, das sich über Generationen und Generationen erstreckt und das richtig zu deuten eine der ersten Aufgaben der Biologie ist.

Literaturnachweis.

Die am Ende der einzelnen Literaturangaben gedruckten Seitenzahlen bedeuten die Seiten dieser Abhandlung, auf welchen die betreffenden Autoren zitiert sind.

1. Austin, E. H., 1908. Original laying capacity. *Farm Poultry* (Boston) Vol. 19. — S. 244.
2. Babcock and Clausen, 1918. *Genetics in relation to Agriculture*. New York. — S. 185.
3. Barfurth, D., 1908—1914. Experimentelle Untersuchung über die Vererbung der Hyperdactylie bei Hühnern. Mitteilung I—V. *Arch. f. Entwicklungsmechanik*. Bd. 26, 27, 31, 33, 40. — S. 211, 213, 222, 243.
4. Bateson, W., 1894. *Materials for the study of variation*. London. — S. 204.
5. — 1909. *Mendel's principles of heredity*. Cambridge. — S. 189, 191, 200, 207, 213, 218.
6. — and Saunders, 1902. *Experiments with poultry*. Reports. *Evol. Comm.* I. Part. II. — S. 189, 191, 207, 219.
7. — and Punnett, 1904. *Experimental studies in the physiology of heredity*. Rep. *Evol. Comm.* II. — S. 189, 191, 204, 207, 238, 243.

8. Bateson and Punnett, 1906. Poultry. Rep. Evol. Comm. III. — S. 189, 191, 196, 199, 204, 207.
9. — — 1908. Experimental studies in the physiology of heredity. Rep. Evol. Comm. IV. — S. 189, 191, 195, 197, 207.
10. — — 1911. The inheritance of the peculiar pigmentation of the silky fowl. Journ. of Genetics. III. — S. 200, 230.
11. Baur, E., 1922. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 5. u. 6. Auflage. Gebrüder Borntraeger. — S. 190, 193, 230.
12. Berthold, 1849. Transplantation der Hoden. Arch. f. Anat. und Physiologie. Bd. 42. — S. 224.
13. Blakeslee and Warner, 1915. Correlation between egg-laying activity and yellow pigment in the domestic fowl. Am. Naturalist. Vol. 49. — S. 210.
14. Bond, C. J., 1913. Some points of genetic interest in regeneration of the testis after experimental orchectomy in birds. Journ. of Genetics. III. — S. 231.
15. — 1919. On certain factors concerned in the production of eye colour in birds. Journ. of Genetics. Vol. 9. — S. 200.
16. — 1920. On the left-sided incidence of the supernumerary digit in heterodactylous fowls. Journ. of Genetics. Vol. 10. — S. 211, 213.
17. Bonhote, J. S., 1914. Preliminary notes on the heredity of certain characters in a cross between Silky and Yokohama Fowls. The Cairo Scientific Journ. Nr. 9. Vol. VIII. — S. 204, 207.
18. Boring, A., 1912. The interstitial cells and the supposed internal secretion of the chicken testis. Biol. Bull. XIII. — S. 225.
19. — and Pearl, R., 1914. The odd chromosome in the spermatogenesis of the domestic chicken. Journ. of exp. Zool. Vol. 16. — S. 222.
20. — — 1917. Sex studies IX. Interstitial cells in the reproductive organs of the chicken. Anat. Record. Vol. 13.
21. — — 1918. Sex studies X. Hermaphrodite birds. Journ. of exp. Zool. Vol. 25. — S. 222.
22. — and Morgan, T. H., 1918. Luteal cells and hen-feathering. Journ. of gener. Physiol. Vol. I. — S. 225.
23. Brandt, A., 1889. Anatomisches und allgemeines über die sogenannte Hahnenfedrigkeit. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 48. — S. 224.
24. Braus, H., 1908. Entwicklungsgeschichtliche Analyse der Hyperdactylie. Münchener med. Wochenschrift. Nr. 8. — S. 212.
25. Bridges, C. B., 1915. Partial sex linkage in the pigeon. Sciences. N. S. Vol. 57. — S. 234.
26. — 1916. Nondisjunction a proof the of chromosome theory of heredity. Genetics. I. — S. 234.
27. Broomhead, 1913. Truthahn \times Huhn. Geflügelwelt. Bd. 5. — S. 233.
28. Cole and Kelley, 1919. Two sex linked characters in pigeon. Genetics. Vol. 4. S. 233.
29. Cunningham, 1912. Mendelian experiments in fowls. Proc. of the zool. Soc. of London. — S. 200, 204, 205, 206, 209, 211, 231, 238.

30. Curtis, M. R., 1916. A biometrical study of egg production in the domestic fowl. IV. (Size, shape and physical constitution of eggs.) Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. 89. — S. 214.
31. Cutler, D. W., 1918. On the sterility of hybrids between the pheasant and the gold Campine fowl. Journ. of Genetics. Vol. 7. Nr. 3. — S. 239.
32. Darwin, Ch., 1868. Animals and plants under domestication. S. 200. — S. 240.
33. Davenport, C. B., 1906. Inheritance in poultry. Carnegie Inst. Wash. Publ. Nr. 52. — S. 185, 190, 191, 194, 196, 198, 200, 201, 202, 204, 209, 210, 243.
34. — 1909. Inheritance of characteristics in domestic fowl. Carnegie Inst. Wash. Publ. Nr. 121. — S. 188, 189, 191, 194, 107, 206, 210, 213, 214, 243.
35. — 1910. The imperfection of dominance. Am. Naturalist. Vol. 44. — S. 236.
36. — 1911. Another case of sex-limited heredity in poultry. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 9. S. 191, 229.
37. — 1912. Sex-limited inheritance in poultry. Journ. exp. Zool. Vol. 13. — S. 131, 229.
38. — 1914. The bare-necks. Journ. of Heredity. Vol. V. Nr. 8. — S. 207.
39. — 1914. The origin of domestic fowl. Journ. of Heredity. Vol. V. Nr. 7. —
40. — 1911. Transplantation of ovaries in chickens. Journ. of Morphol. Vol. 22.
41. — 1913. Mutations in poultry. Rep. Department of Exp. Evolution. Carnegie Inst. Wash. Year Book. Vol. 12.
42. Duerden, J. E., 1908. Experiments with Ostriches. VI. Egg laying Records. Agriculture Journ. (Cape of Good Hope). — S. 244.
43. Dunn, L. C., 1922. Inheritance of plumage colour in crosses of buff and columbian fowls. Am. Naturalist. Vol. 56. — S. 192, 229.
44. Durham, F. M. and Marryat, D. E. C., 1908. Note on the inheritance of sex in canaries. 4th Rept. Evol. Comm., Roy. Soc. London. — S. 237.
45. Dürigen, B., 1920. Die Geflügelzucht. Berlin. 1921/22. — S. 197.
46. Ehlers, 1914. Zur Vererbung der Legefähigkeit. Dtsch. Landw. Presse. 41. Jahrg. Nr. 25. (Referat über Arbeiten von Pearl.)
47. Felix, W. und Bühler, 1906. Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane. O. Hertwigs Handbuch der vergl. und exp. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. III. — S. 122.
48. — — 1906. Die Entwicklung der Keimdrüsen und ihrer Ausführungsgänge. Ebenda. III. — S. 222.
49. Fürbringer, Max, 1888. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Amsterdam. S. 1265. — S. 238.
50. Gerhartz, H., 1904. Über die zum Aufbau der Eizelle notwendige Energie. Pflügers Archiv. Bd. 56.
51. Ghigi, A., 1910/11. Contro la monogenesi dei polli domestici dal Gallus bänkiva. Rend. dell R. Accademia delle Scienze. N. S. Vol. XV. — S. 238, 241.
52. Goldschmidt, R., 1912. Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin. — S. 195, 227.
53. — 1920. Untersuchungen über Intersexualität. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. Bd. 23. — S. 223.
54. — 1920. Einführung in die Vererbungswissenschaft. 3. Aufl. Leipzig. — S. 142.

55. Goldschmidt, R., 1914. Zuchtversuche mit Enten. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs. Bd. 2. — S. 221.
56. Goodale, H. D., 1909. Sex and its relation to the barring factor in poultry. Science. N. S. Vol. 29. — S. 195.
57. — 1911. Sex limited inheritance and sex dimorphism. Science. N. S. Vol. 33. — S. 195, 224.
58. — 1913. Castration in relation to the secondary sexual characters of brown Leghorns. Am. Naturalist. Vol. 47. — S. 224.
59. — 1916. A feminized cockerel. Journ. exp. Zool. Vol. 20. — S. 224.
60. — 1916. Further developments in ovariectomized fowl. — S. 224.
61. — 1916. Egg production and selection. Am. Naturalist. Vol. 50. — S. 216.
62. — 1916. Gonadectomy in relation to the secondary sex characters of some domestic birds. Carnegie Inst. Wash. Publ. 243. — S. 224.
63. — 1917. Crossing over in the sex-chromosome of the male fowl. Science. N. S. Vol. 46. — S. 232.
64. — 1918. Inheritance of winter egg production. Science. N. S. Vol. 47. — S. 216.
65. — 1918. Internal factors influencing egg-production in the Rhode Island Red Breed of domestic fowl. Am. Naturalist. Vol. 52. — S. 216.
66. — and Macmullen, 1919. The bearing of ratios on theories of the inheritance of winter egg production. Journ. exp. Zool. Vol. 28. — S. 216.
67. — Sanborn, R. and White, D., 1920. Broodiness in domestic fowl. Mass. Agricult. Exp. Station. Bull. Nr. 199. — S. 217, 219, 231, 245.
68. Guthrie, C. C., 1908. Further results of transplantation of ovaries in chickens. Journ. exp. Zool. Vol. 5.
69. — 1911. On evidence of some influence in offspring from engrafted ovarian tissue. Science. N. S. Vol. 33.
70. Guyer, M., 1909. Atavism in Guinea-chicken hybrids. Journ. exp. Zool. Vol. VII. — S. 239.
71. — 1909. The spermatogenesis of the chicken. (Gallus gallus dom.) Anat. Anz. Bd. 34. — S. 227.
72. — 1919. Modifications in the testes of Hybrids from the Guinea and the common Fowl. Journ. Morph. Vol. 23. — S. 239.
73. — 1916. Studies on the Chromosomes of the common Fowl as seen in testes and in Embryos. Biol. Bull. Vol. 31. — S. 227.
74. — 1909. On the sex of hybrid birds. Biol. Bull. Bd. 16. — S. 240.
75. Hadley, P. B., 1913. The presence of the barred plumage pattern in the white Leghorn Breed of fowl. Am. Naturalist. 47. — S. 191.
76. — 1913. Studies on inheritance in poultry. The constitution of the White Leghorn. Bull. Agr. Exp. Station of the Rhode Island State College. Nr. 155. — S. 191.
77. — 1914. The factor for the black pigmentation in the White Leghorn breed. Ebenda. Nr. 161. — S. 191.
78. — 1915. The white Leghorn. Journ. of Heredity. Vol. VI. Nr. 4. — S. 191.
79. — 1910. Sex-limited inheritance. Science. N. S. Vol. 32. — S. 191.
80. Haecker, V., 1919. Phänogenetik. Jena. S. 188, 197, 204, 237.
81. — 1921. Allgemeine Vererbungslehre. 3. Auflage. Vieweg. — S. 188, 197, 204, 232.

82. Hagedoorn, A. L., 1919. Mendelian inheritance of sex. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. 28. — S. 186, 189, 193, 230.
83. — 1921. The relative value of the process causing evolution. — S. 190, 192, 196, 228, 230, 241.
84. Haldane, J. B. S., 1921. Crossing over in the fowl. Science. N. S. Vol. 54. p. 663. — S. 232.
85. Harris, Blakeslee, Warner, Kirkpatrick, 1917. The correlation between body pigmentation and egg production on the domestic fowl. Genetics. 2. — S. 210, 217.
86. Harris, Blakeslee, Kirkpatrick, 1918. The correlation between egg production during various periods of the year in the domestic fowl. Genetics. 3. — S. 217.
87. — — — 1917. Interperiodic correlation in the egg-production of the domestic fowl. Proc. Nation. Acad. Sci. 3. — S. 217.
88. — — — 1921. Warner and Card. The egg records of limited periods as criteria for predicting the egg-production of the white Leghorn. Genetics. Vol. 6. — S. 217.
89. — — — 1921. The prediction of annual egg production from the records of limited periods. Proc. Nat. Acad. Sci. Vol. 7. — S. 217.
90. — and Lewis, 1921. The second-year record of birds which did and did not lay during individual months of the pullet year. Science. N. S. Vol. 54. S. 224—226. — S. 217.
91. Hartmann und Hamilton, 1921. A case of true hermaphroditism in the fowl. Journ. exp. Zool. Vol. 36. Nr. 2. — S. 222.
92. Holdefleiss, 1911. Versuche über Xenienbildung und Vererbungsgesetze bei der Kreuzung von Hühnern. Berichte aus dem physiol. Labor. der Versuchsanstalt des landw. Inst. der Univers. Halle. Bd. 20. — S. 202.
93. Hurst, C. C., 1905. Experiments with Poultry. Rep. to the Evolution Committee Royal Soc. Report. II. S. 131—154. — S. 194, 203, 206, 208, 211, 219.
94. — 1921. The genetics of egg production in white Leghorns and white Wyandottes. Assoc. of Poultry Investigators. — S. 203, 217, 221, 243.
95. Jones, E. L., 1914. The Campine Club. Year Book. S. 192, 193, 226, 230.
96. Jones, Sarah, 1921. Inheritance of Silkiness in Fowls. Journ. of Heredity. Vol. XII. — S. 204, 243.
97. Keibel und Abraham, 1900. Normen tafeln zur Entwicklung der Wirbeltiere. Heft II. Jena. — S. 211, 222.
98. Klatt, B., 1917. Transplantation der Haube beim Haubenhuhn. Sitzungsber. der Naturf. Freunde, Berlin. S. 205, 211.
- 98a. Kühler, O., 1922. Neuere Arbeiten über hennenfedrige Hähne. Referat. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. Bd. 29. — S. 225.
99. Kuklenski, 1915. Über das Vorkommen und die Verteilung des Pigmentes in den Organen und Geweben bei japanischen Seidenhühnern. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 87. — S. 200.
100. Ladebeck, E., 1922. Die Farben einiger Hühnerrassen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. Bd. 30. — S. 187, 201, 210.

- 100a. Lamon und Slocum, 1920. The mating and breeding of poultry. New York and London. — S. 225.
101. Lang, A., 1914. Experimentelle Vererbungslehre. G. Fischer. — S. 212.
102. — 1912. Vererbungswissenschaftliche Miszellen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. Bd. 8. — S. 212.
103. Lefèvre, G., 1916/1917. Sex-limited inheritance in poultry. Anat. Record. Vol. 11. — S. 192, 197, 230.
104. Libon, 1910. Studien über Anitrozygie beim Haushuhn. Bern. — S. 211.
105. Lippincott, W. A., 1918. The case of the blue Andalusian. Am. Naturalist. Vol. 52. — S. 185, 190, 195.
106. — 1921. Further date on the inheritance of blue in poultry. Am. Naturalist. Bd. 55. — S. 190, 195.
- 106a. Little, C. E., 1920. Exceptional colour classes in doves and canaries. Am. Naturalist. Vol. 44. — S. 235.
- 106b. Lotsy und Kuiper, 1922. A preliminary statement of the results of Mr. Houwinks experiments concerning the origin of some domestic animals. Genetica. — S. 200, 204, 205, 209, 214, 231, 238.
107. Morgan, T. H., 1915. Demonstration of the appearance after castration of cock-feathering in a hen-feathered cockerel. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. XIII.
108. — 1919. The genetic and the operative Evidence relating to secondary sexual Characters. Carnegie Inst. Wash. — S. 189, 223, 224.
109. — 1920. The effects of castration of hen-feathered campines. — The effect of ligating the testes of hen-feathered cocks. — The genetic factor for hen-feathering in the Sebright Bantam. Biological Bull. Vol. 39. — S. 224.
- 109a. — 1921. Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Deutsche Ausgabe von Nachtsheim. Gebrüder Borntraeger. — S. 224, 228.
110. — and Goodale, 1912. Sex-linked inheritance in poultry. Annales New York Acad. Science. 22. — S. 190, 195, 201, 228.
111. Pearl, R., 1909. Variation of the comb. Biometrika. 6. — S. 208.
112. — 1909. Studies on the Physiology of reproduction in the domestic fowl I. Regulation in the morphogenetic activity of the oviduct. Journ. of exp. Zool. Vol. VI. — S. 214.
113. — 1911. Breeding poultry for egg production. Maine Agric. Exp. Station. — S. 214.
114. — 1911. Inheritance of Fecundity in the domestic fowl. Am. Naturalist. Vol. 45. — S. 214.
115. — 1911. Note regarding variation in the single combs of fowls. Mendel Journal. 1. — S. 208.
116. — 1912. The Mendelian inheritance of fecundity in the domestic fowl. Am. Naturalist. Vol. 46. — S. 214, 231.
117. — 1914. Studies on the physiology of reproduction in the domestic fowl. VII. Data regarding the brooding instinct in its relation to egg production. Journ. An. Beh. Vol. 4. — S. 214.
118. — Notes on the history of barred breeds of poultry. Biol. Bull. Vol. 22.
119. — and Boring, 1914. Some physiological observations regarding plumage pattern. Science. 33. — S. 198.

120. Pearl, R. and Curtis, M. R., 1909. Studies on the physiology of reproduction in the domestic fowl. III. A case of incomplete hermaphroditism. Biol. Bull. XVII. — S. 214, 222.
121. — — 1915. Studies on the physiology of reproduction in the domestic fowl. X. Further data on somatic and genetic sterility. Journ. exp. Zool. Vol. 19. — S. 214.
122. — and Surface, 1909. A biometrical study of egg production in the domestic fowl. U. S. Department of Agriculture. Bull. 110. — S. 214.
123. — — 1910. On the inheritance of the barred color pattern in poultry. Arch. f. Entwicklungsmechanik. 30. S. 195. — S. 228.
124. — — 1910. Further data regarding the sex-limited inheritance of the barred color pattern in poultry. Science. N. S. Vol. 32. — S. 195, 228.
125. — — 1909. Data on the inheritance of fecundity obtained from the records of egg production of the daughters of „200 Egg“ Hens. Maine Agric. exp. Station. Bull. 166. — S. 214.
126. — — 1909. Is there a cumulative effect of selection? Data from the study of fecundity in the domestic fowl. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbgs. Bd. II. — S. 214, 244.
127. — — 1909. The fertility and hatching of eggs. Maine Agric. exp. Station. Bull. 168. — S. 220.
128. — — 1909. The nature of the stimulus which causes a shell to be formed on a birds egg. Science. N. S. Vol. 29. S. 428—429. — S. 214.
129. — — 1911. A biometrical study of egg production in the domestic fowl. II. Seasonal distribution of egg production. U. S. Dept. Agr. Bur. Anim. Ind. Bull. 110. pt. 2. pp. 81—120. — S. 214, 225.
130. — and Schoppe, 1921. Studies on the physiology of reproduction in the domestic fowl. XVIII. Further observations on the anatomical basis of fecundity. Journ. of exp. Zool. Vol. 34. — S. 219, 244, 246.
131. Pease, 1922. Note on Prof. Morgan's theory of hen-feathering in cocks. — S. 225.
132. Pézard, 1912. Sur la détermination des caractères sex. chez les Gallinacés. C. R. Acad. Sc. Paris. 154. — S. 224.
133. Phillips, J. C., 1914. Size inheritance in ducks. Journ. exp. Zool. Vol. 16. — S. 221.
134. Plate, 1913. Vererbungslehre. Jena, Fischer.
135. — 1913. Selektionsprinzip. Jena, Fischer.
136. Poll, H., 1910. Über Vogelmischlinge. Bericht über den V. Intern. Ornithol. Kongreß. Berlin. — S. 238.
137. — 1910. Mischlingsstudien IV. Keimzellbildung bei Mischlingen. Verhandl. der anat. Gesellschaft. Bd. XXIV. — S. 238.
138. — 1911. Mischlingsstudien VI. Eierstock und Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 78. Abt. II. — S. 238.
139. — 1912. Mischlingsstudien VII. Mischlinge von Phasianus und Gallus. Sitzungsber. der königl. preuß. Akad. d. Wiss. 38. — S. 238.
140. — 1920. Mischlingsstudien VIII. Pfaumischlinge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44. — S. 238.
- 140a. — 1921. Das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei Vogelmischlingen. Journal für Ornithologie. — S. 240.

141. Punnett, R. C., 1914. Sex-linked inheritance and its practical application in the breeding of poultry. *Journ. of the Board of Agriculture*.
142. — and Bailey, 1914. On Inheritance of weight in poultry. *Journ. of Genetics* Vol. 4. Nr. 1. — S. 221.
143. — — 1918. Genetic Studies in Poultry. I. Inheritance of Leg-feathering. *Journ. of Genetics*. Vol. 7. Nr. 3. — S. 192, 193, 202, 206.
144. — — 1920. Genetic Studies in Poultry. II. Inheritance of egg-colour and broodiness. *Journ. of Genetics*. Vol. 10. — S. 197, 201, 202, 217, 219, 224.
145. — — 1921. Genetic Studies in Poultry. III. Hen-feathered Cocks. *Journ. of Genetics*. Vol. 11. Nr. 1. — S. 192, 193, 226.
146. — und Pease. 1921. Genetic Studies in Poultry. IV. On the barred Plumage of certain breeds of poultry. *Journ. of Genetics*. Vol. 11. — S. 192, 193, 197, 230.
147. Riddle, O., 1916. Sex control and known correlation in pigeons. *Am. Naturalist*. 50. — S. 227.
148. Schulz, W., 1922. Erzeugung des Winterschwarzes. *Arch. f. Entwicklungsmechanik*. Bd. 51. — S. 198.
- 148a. Schmidt, J., 1920. The genetic behaviour of a secondary sexual character. *Travaux Laboratoire Carlsberg*. Vol. 14. Nr. 8. — S. 226, 231.
- 148b. Serebrovsky, A. S., 1922. Crossing-over involving 3 sex-linked genes in chickens. *Am. Naturalist*. Vol. 56. — S. 231, 232.
149. Shattock and Seligmann, 1906. An example of true hermaphroditism in domestic fowl. *Trans. Path. Soc. London*. Vol. 57. Pt. 1. p. 69. — S. 222.
150. Slocum, Rob., 1915. Poultry Breeding. *Journ. of Heredity*. Vol. VI. — S. 185.
151. Spillmann, 1908. Spurious allelomorphism. *Am. Naturalist*. Vol. 42. — S. 228.
— 1909. Barring ind barred. *Plymouth Rocks Poultry V*. — S. 195, 228.
152. Sturtevant, A. H., 1911. Another sex-limited character in fowls. *Science*. Vol. 33. S. 192, 194, 229.
153. — 1912. An experiment dealing with sex-linkage in fowl. *Journ. exp. Zool*. Vol. XII. — S. 189, 192, 329, 234.
154. Stieve, H., 1918. Über experimentell durch veränderte äußere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haushuhns. *Arch. f. Entwicklungsmechanik*. Bd. 44. — S. 244.
155. Taubert, 1910. Ursachen der Seiden- und Wollfederbildung bei Hühnern. *Inaug.-Diss. Bern*. — S. 203.
156. Terrey, H. B. und Hornig, 1922. Hen-feathering induced in the male fowl by feeding thyroid. *Soc. Proceeding*. 122. — S. 225.
157. Thomson, E., 1911. Die Differenzierung des Geschlechts und das Verhältnis der Geschlechter beim Hühnchen. *Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen*. Bd. 31. Heft. 3. — S. 222.
158. Tschermak, A., 1910. Über den Einfluß der Bastardierung auf Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern. *Biol. Centralbl.* Bd. 30. — S. 202.
159. — 1915. Über Verfärbung von Hühnereiern durch Bastardierung und über Nachdauer dieser Färbänderung (Farbexenien und Färbungstelegonie). *Biol. Centralbl.* Bd. 37. — S. 202.

160. Tschermak, A., 1917. Über das verschiedene Ergebnis reziproker Kreuzung von Hühnerrassen und über deren Bedeutung für die Vererbungslehre (Theorie der Anlagenschwächung oder Genasthenie). Biol. Centrabl. Bd. 37. — S. 209, 237.
161. — 1921. Über den Einfluß von Bastardierung auf die Entfaltungstärke gewisser Erbanlagen. Tierärztliches Archiv für die Sudetenländer. Bd. 1. — S. 209, 237.
162. Walther, Ad., 1914. Über den Einfluß der Rassenkreuzung auf Gewicht, Form, Glanz und Farbe der Hühnereier. Landw. Jahrb. Bd. 46. — S. 202.
163. Wheeler, A., 1910. Pheasant-Bantam Hybrid. Am. Breed. Mag. Vol. I. — S. 163.
164. Witschi, E., 1922. Vererbung und Zytologie des Geschlechts. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. Bd. 29. — S. 223.
165. Ziegler, E., 1918. Die Vererbungslehre in der Biologie und in der Soziologie. Jena.

**An die Leser der Zeitschrift für induktive Abstammungslehre
und an die Mitglieder der Deutschen Gesellschaft für Vererbungs-
wissenschaft.**

Die Unterzeichneten haben in einer eben erschienenen Schrift (Über die Erbllichkeit der musikalischen Begabung, Leipzig 1922: auch in der Zeitschr. f. Psychologie, Bd. 88 ff., enthalten) die Ergebnisse von Untersuchungen über musikalische Heredität veröffentlicht und gedenken diese Untersuchungen fortzusetzen und zu vervollständigen. Sie erbitten hierzu die Hilfe aller Fachgenossen und Interessenten und würden sehr dankbar sein, wenn jeder, dem interessante Fälle musikalischer Heredität bekannt sind, einem der Unterzeichneten auf einer Postkarte seine Adresse mitteilen wollte, worauf die Zusendung eines Fragebogens nebst Erläuterung erfolgt. Besonders interessant sind uns solche Ehen, in welchen ein Elter musikalisch, der andere unmusikalisch ist, oder beide Eltern unmusikalisch sind, ferner Fälle, in welchen die Geschwister sehr ungleich veranlagt sind. Auch bemerkenswerte Korrelation, insbesondere zu Mathematik und zeichnerische Veranlagung sind uns von Interesse.

V. Haecker,

Zoologisches Institut,
Halle a. S., Domplatz 4.

Th. Ziehen,

Psychophysische Sammlung,
Halle a. S., Universität.

Referate.

Hoffmann, H. Die individuelle Entwicklungskurve des Menschen. Ein Problem der medizinischen Konstitutions- und Vererbungslehre. Berlin, Springer 1922. 56 S. Pr. G. Z. M. 1,20.

Hoffmann versucht, die bekannten Anschauungen von Goldschmidt über die Bedeutung der Quantität und Reaktionsgeschwindigkeit der Gene auf die körperliche und psychische Entwicklung des Menschen zu übertragen. So bringt er die e- und involutiven Konstitutionsanomalien, wie z. B. den Infantilismus, die Pubertas praecox, den Senilismus, auf psychischem Gebiet charakteristische Eigentümlichkeiten im Verlauf bestimmter Psychosen mit der abnormen Geschwindigkeit und quantitativen Differenz der Erbanlagen in Zusammenhang. Daß die Übertragung der Goldschmidtschen Theorie auf so komplexe, stark exogen mitbedingte und in ihren genotypischen Grundlagen noch so wenig bekannte Dinge, wie der individuellen Entwicklungskurve des Menschen, gewisser Vorsicht bedarf, das geht aus den Ausführungen des Verfassers selbst an mehreren Stellen hervor. Doch ist ihm durchaus zuzustimmen, daß jene Theorie als ein neues Prinzip auch in der klinischen Konstitutionslehre zur Diskussion gestellt werden muß. Als ein Versuch, in der menschlichen Erblichkeitslehre neben der „starren Kombinationsrechnung“ zu neuen Prinzipien zu gelangen, ist das kleine Schriftchen denen, die auf dem Gebiete der medizinischen Konstitutionslehre arbeiten, zum Studium zu empfehlen.

K. H. Bauer-Göttingen.

Wuth, Otto. Untersuchungen über die körperlichen Störungen bei Geisteskranken. Julius Springer, Berlin. 1922. 113 S. M. 1,99.

Es wurden bei je 40 Melancholikern, Schizophrenen, Epileptikern und Paralytikern morphologische, serologische und chemische Blut- und Serumuntersuchungen angestellt. Eine Stoffwechselstörung im engeren Sinn war nicht zu ermitteln; Abweichungen in der Blutmischung fanden sich zwar häufig, aber doch nicht in einer Weise, die eine differentialdiagnostische Verwertung erlauben oder Fingerzeige über das Wesen der betr. Störungen geben würde. Verf. betrachtet seine von einer kritischen Verarbeitung der einschlägigen Literatur begleiteten Mitteilungen als vorläufige Grundlage zur Weiterarbeit auf diesem für die Psychiatrie so wichtigen Gebiet. Da auch negative Ergebnisse Erkenntnisse bedeuten, darf der Arbeit, der positive Resultate nicht beschieden waren, der positive Wert doch nicht abgesprochen werden umsoweniger, als wir gerade auf diesem Gebiet über einen besonderen Reichtum an Hypothesen verfügen.

Eugen Kahn, München.









Einführung in die experimentelle Vererbungslehre

von Professor Dr. phil. et med. Erwin Baur. Fünfte und sechste neubearbeitete Auflage mit 160 Textabbildungen und 8 farbigen Tafeln. Geheftet 12

Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts

von Professor Dr. C. Correns-Berlin und Prof. Dr. R. Goldschmidt. Erweiterte Fassung zweier Vorträge. Mit 55 z. T. farbigen Textabbildungen. Geheftet 4,5

Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts

nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen von Professor Dr. C. Correns. Mit 9 Textabbildungen. Geheftet 1,5

Mechanismus und Physiologie der Geschlechts-

bestimmung von Professor Dr. Richard Goldschmidt, Mitglied des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie. Mit zahlreichen Abbildungen. Geheftet 9

Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzen-

züchtung, ein Lehrbuch für Landwirte, Gärtner und Forstleute, von Professor Dr. Erwin Baur. Mit 6 Tafeln und 11 Textabbildungen. Gebunden 3

Die stoffliche Grundlage der Vererbung

von Th. H. Morgan, Professor der experimentellen Zoologie an der Columbia-Universität in New-York. Vom Verfasser autorisierte deutsche Ausgabe von Dr. Hans Nachtsheim, Privatdozent für Vererbungslehre an der Landwirtschaftlichen Hochschule Berlin. Mit 118 Abbildungen. Geheftet 9

Grundlagen einer Biodynamik

von Dr. Johannes Reinke, Professor an der Universität Kiel. Geheftet 6

Die vorstehenden Preisziffern sind die Grundzahlen, die durch Multiplikation mit der jeweils gültigen, vom Deutschen Buchhandel festgesetzten Schlüsselzahl — Mitte Februar 1923: 2000 — die Verkaufspreise ergeben. Schlüsselzahl und Grundzahl für gebundene Bücher sind freibleibend.

Inhaltsverzeichnis von Bd. XXX Heft 3

Abhandlungen

	Seite
Philipstschenko, Jur., Studien über Variabilität. 3. Über die Variabilität der Collembolen	145—162
Schrader, Franz, The sex ratio and oogenesis of <i>Pseudococcus citri</i> . (Plate 2—5)	163—182

Kleinere Mitteilung

Haecker, V., Ziehen, Th., An die Leser der Zeitschrift für induktive Abstammungslehre und an die Mitglieder der deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft	255
---	-----

Sammelreferat

Hertwig, Paula, Der bisherige Stand der erbanalytischen Untersuchungen an Hühnern	183—254
---	---------

Referate

Hoffmann, H., Die individuelle Entwicklungskurve des Menschen (Bauer)	256
Wuth, Otto, Untersuchungen über die körperlichen Störungen bei Geisteskranken (Kahn).	256

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

BIBLIOTHECA GENETICA, herausgegeben von **Professor Dr. E. Baur**.

- Band I: Studien über die Mendelsche Vererbung der wichtigsten Rassenmerkmale der Karakulschafe bei Reinzucht und Kreuzung mit Rambouillets von Hofrat Professor Dr. L. Adametz. Mit 32 Abbild. auf 16 Tafeln. Geheftet 15,9
- Band II: Studien zum Domestikationsproblem. Untersuchungen am Hirn von Dr. Berthod Klatt, Privatdozent der Zoologie an der Hamburgischen Universität. Mit 2 Tafeln und vielen Textabbildungen. Geheftet 12
- Band III: Distribution of Sex Forms in the Phanerogamic von Cecil und Helene Yampolsky. Geheftet 4,2
- Band IV: Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus* von Erwin Baur. Unter der Presse
- Band V: Genetische Untersuchungen an Weizen von Birger Kajanus. Mit 6 Tafeln. Unter der Presse

Die vorstehenden Preisziffern sind die Grundzahlen, die durch Multiplikation mit der jeweils gültigen, vom Deutschen Buchhandel festgesetzten Schlüsselzahl — Mitte Februar 1923: 2000 — die Verkaufspreise ergeben. Schlüsselzahl und Grundzahl für gebundene Bücher sind freibleibend.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

BAND XXX HEFT 4 (Schlußheft von Bd. XXX)

ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

IN VERBINDUNG MIT

H. NACHTSHEIM-BERLIN (REF. ZOOL.), **E. SCHIEMANN**-BERLIN (NEUE LITER.),
G. STEINMANN-BONN (REF. PAL., NEUE LITER. PAL.),
F. v. WETTSTEIN-BERLIN (REF. BOTANIK)

LEIPZIG
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1923

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier einen Band von etwa 20 Druckbogen bilden.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata, sowie alle auf die Redaktion bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

Prof. Dr. E. Baur, Berlin N 4, Invalidenstraße 42,

Landwirtschaftliche Hochschule

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,

Schöneberger Ufer 12a.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Als Bogenhonorar für die Mitarbeiter und zwar für Originalabhandlungen und kleinere Mitteilungen gilt die Grundzahl 32, für Referate 48, für Literaturlisten 64. Die Honorarsumme selbst ergibt sich durch Multiplikation dieser Grundzahlen mit einem Drittel der jeweils gültigen, vom Börsenverein der Deutschen Buchhändler festgesetzten Schlüsselzahl. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Abzüge ohne besonderen Titel auf dem Umschlag kostenfrei geliefert, von den „kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Freiabzüge zur Anfertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird gegen Erstattung der Kosten geliefert. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Abzügen gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift gegen Erstattung der Kosten bei rechtzeitiger Bestellung bezogen werden.

Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft.

Bericht über die zweite Jahresversammlung in Wien

(25.—27. September 1922).

Der zweiten Jahresversammlung der Gesellschaft in Wien gingen unmittelbar zwei Veranstaltungen voraus, an denen sich die Gesellschaft ebenfalls mit zahlreichen ihrer Mitglieder beteiligte: die Hundertjahrfeier der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte in Leipzig und die internationale Mendel-Feier in Brünn.

Bei der Hundertjahrfeier, die vom 18. bis 24. September in Leipzig stattfand, hatten die deutschen Naturforscher und Ärzte der Vererbungswissenschaft einen besonderen Tag gewidmet. In der allgemeinen Sitzung am 19. September sprachen Professor Dr. W. Johannsen-Kopenhagen über „Hundert Jahre der Vererbungs-forschung“, Professor Dr. J. Meisenheimer-Leipzig über „Äußere Erscheinungsform und Vererbung“ und Privatdozent Dr. F. Lenz-Herrsching über „Die Vererbungslehre beim Menschen“.

Die internationale Feier für den Begründer der Vererbungswissenschaft, Gregor Mendel, dessen Geburtstag sich am 22. Juli 1922 zum hundertsten Male ge-jährt hatte, sollte am 23. September in Brünn, an der Stätte seines Wirkens, stattfinden. Die meisten Mitglieder, in- und ausländische, die die Leipziger Versammlung besucht hatten, fuhren am 22. September gemeinsam von Leipzig nach Brünn, wo sie eine große Zahl von Teilnehmern an der Feier aus fast allen Kulturländern bereits versammelt fanden.

Am folgenden Vormittag wurde zunächst unter Führung des derzeitigen Prälaten das Kloster besichtigt. Das „Königskloster“ ist schon zu Mendels Zeiten ein reiches Stift gewesen, und manch einer, der sich unter der Arbeits-stätte des Augustinerpaters eine einfache Zelle vorgestellt hatte, staunte über die reichen Kunstschatze, die die Räume beherbergen. Seine Experimente führte Mendel in dem schönen Klostergarten aus. Ein Gedenkstein, vom Konvent aus Anlaß der Jahrhundertfeier gestiftet, erinnert hier an diese grundlegenden Versuche. Auch der hübsch gelegene Bienenstand, wo Mendel seine in ihren Ergebnissen uns leider unbekannt gebliebenen Bienenkreuzungen ausführte, ist noch vorhanden, wenn auch nicht mehr bevölkert.

Um 10 Uhr begann die eigentliche Feier vor dem Mendel-Denkmal, das vor 12 Jahren in Anwesenheit zahlreicher Vertreter des Mendelismus enthüllt wurde. Nach einer musikalischen Einleitung eröffnete Hochschulprofessor A. Rzehak-Brünn die Reihe der Festredner. Namens des Festausschusses, und vor allem auch im Namen des Brünner Naturforschenden Vereins, den Mendel in der ganzen wissenschaftlichen Welt berühmt gemacht hat, begrüßte er die in großer Zahl erschienenen in- und ausländischen Gäste und stellte mit Freuden fest, daß die Mendel-Feier zum ersten Male seit 1914 wieder Vertreter fast aller Kulturländer einträchtig vereint hat. Auch Professor Dr. B. Němec-Prag, der als Vertreter des Präsidenten der tschechoslowakischen Republik an zweiter Stelle sprach, begrüßte die Versammlung mit ähnlichen Worten. Für die deutsche Wissenschaft sprach Professor Dr. E. Baur-Berlin. Er zeichnete in kurzen Strichen Gregor Mendels Bedeutung für die theoretische Forschung und für die Praxis und legte dann namens der großen deutschen biologischen Vereine, der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft, der Deutschen Botanischen Gesellschaft und der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Kränze am Denkmal des bahnbrechenden deutschen Naturforschers nieder. Für die romanische Wissenschaft sprach Professor Dr. R. Chodat-Genf, für die angelsächsische Wissenschaft Dr. M. Pease-Cambridge, Professor Dr. E. Babák-Prag für die Tschechoslowaken. Sodann ergriff Professor Dr. H. Iltis-Brünn, der Sekretär des Mendelkomitees, das Wort, dessen rastloser Arbeit es in erster Linie zu verdanken ist, daß Mendels Gedenktag in so würdiger Weise gefeiert werden konnte, und daß die Feier selbst einen allgemein so befriedigenden Verlauf nahm. Zum Schluß sprach noch der Bürgermeister der Stadt Brünn, Professor Dr. J. Macků.

Das Festbankett am Mittag bot abermals Gelegenheit zu Ansprachen von Vertretern der verschiedenen Nationen, in denen allgemein der Hoffnung Ausdruck gegeben wurde, die Mendelfeier möge den Wiederbeginn eines erfolgreichen Zusammenarbeitens der Genetiker aller Länder bilden. Namens der deutschen Teilnehmer sprach bei diesem Anlasse der Vorsitzende unserer Gesellschaft. Am Nachmittag fand eine Sitzung mit wissenschaftlichen Vorträgen statt. Hofrat Professor Dr. E. Tschermak-Wien sprach über die Bedeutung des Mendelismus für die Pflanzenzüchtung, Dozent Dr. A. Brožek-Prag über seine Vererbungsversuche mit *Mimulus*. Der Abend vereinte die Teilnehmer zu einer Festvorstellung im Stadttheater, der noch insofern eine besondere Bedeutung zukam, als es das erste Mal war, daß die Brünner Bevölkerung beider Nationalitäten, Deutsche und Tschechen, gemeinsam das Theater besuchte. Zunächst wurde von den deutschen Künstlern das Vorspiel und die Festwiese aus Richard Wagners „Meistersingern“ gespielt, hierauf folgte, von den Künstlern des Böhmisches Nationaltheaters dargeboten, in tschechischer Sprache Vorspiel und erster Akt von Smetanas „Verkaufter Braut“.

Für den folgenden Tag hatte das Festkomitee zu einer Automobillfahrt in den mährischen Karst und zu einem Besuch der prachtvollen Tropfsteinhöhlen der Mazocha eingeladen, die unter persönlicher Führung ihres Entdeckers und Erschließers, Dr. K. Absolon-Brünn, besichtigt wurden. Mit herzlichem Danke für die schöne Feier verabschiedete sich die Mehrzahl der Teilnehmer am Nachmittag von dem Komitee und fuhr gemeinsam nach Wien zum Besuche der Tagung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft.

In Wien hatten sich bereits zahlreiche weitere Teilnehmer an der Tagung unserer Gesellschaft, neben der die Tagung der Deutschen Botanischen Gesellschaft einherging, eingefunden, und der Besuch des Begrüßungsabends im „Silbernen Brunnen“ ließ eine sehr starke Beteiligung erwarten. Alle Erwartungen wurden aber noch weit übertroffen. Es wurden insgesamt 654 Teilnehmerkarten zum Kongreß ausgegeben, und da viele Mitglieder sich keine Karte ausstellen ließen, darf man annehmen, daß die Zahl der Teilnehmer an 700 betragen hat. Es war eine Tagung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft, und doch trug der Kongreß völlig internationalen Charakter. Das, was die Franzosen sich zu verhindern immer wieder bemüht hatten, einen internationalen wissenschaftlichen Kongreß mit Einschluß der Deutschen zustande zu bringen, das war nun doch verwirklicht. Die fremden Nationen sind zu den Deutschen gekommen, auch Vertreter der ehemals feindlichen Nationen, mit Ausnahme der Franzosen freilich, die indessen in der vererbungswissenschaftlichen Forschung keine solche Rolle spielen, daß ihr Fehlen aufgefallen wäre. Außer zahlreichen Teilnehmern aus Deutschland und Österreich waren bei der Tagung vertreten die Schweiz, Schweden, Norwegen, Holland, Finnland, England, die Tschechoslowakei, Jugoslawien, Italien, die Vereinigten Staaten von Amerika, Japan und Indien. Wie groß auch die aktive Beteiligung des Auslandes an den Verhandlungen war, das zeigt der folgende Bericht.

1. Sitzung.

Für die Sitzungen hatte die Universität den kleinen Festsaal zur Verfügung gestellt. Am Montag, den 25. September, um $1\frac{1}{2}$ Uhr vormittags wurde der Kongreß durch den Vorsitzenden der Gesellschaft, Herrn R. Wettstein-Wien, eröffnet. Er begrüßte die aus Fern und Nah erschienenen Mitglieder und Gäste, gab seiner Freude Ausdruck über die trotz der wirtschaftlichen Not, in der sich Deutschland und vor allem Österreich befinden, außerordentlich rege Beteiligung und wünschte der Tagung einen jeden Teilnehmer befriedigenden Verlauf. Er gab sodann das Wort Herrn Goldschmidt-Berlin-Dahlem zu seinem Referat.

Herr R. Goldschmidt-Berlin-Dahlem: **Das Mutationsproblem.**

Die Tatsache, daß ich in der glücklichen Lage bin, mein Referat vor einem Forum von Sachverständigen zu erstatten, enthebt mich der Notwendigkeit einer langen Einleitung. Ich brauche Ihnen nicht die Geschichte des Mutationsproblems vorzuführen, muß nicht berichten, wie die Mutationslehre von de Vries sich die Wissenschaft eroberte, während gleichzeitig sein Beweis material sich als etwas ganz andersartiges erwies. Ich brauche auch nicht das Einzelmateriale der Tatsachen vorzuführen, auf die sich die Mutationslehre stützt, sondern kann in den Vordergrund der Erörterungen viel mehr das stellen, was wir nicht wissen, als das, was uns wohlbekannt ist. Die noch ungelösten Probleme, mit denen die Forschung in der Zukunft zu ringen haben wird, gruppieren sich aber im wesentlichen um diese Fragen: Welcher Natur sind die Veränderungen am Keimplasma, die wir als Mutation bezeichnen? Was verursacht die Mutation? Welche Bedeutung hat die Mutation für die Artbildung?

Bekanntlich verstehen wir heute unter Mutation im weiteren Sinne irgend eine plötzliche Veränderung des Keimplasmas, die auf das Keimplasma der Nachkommenschaft übertragen wird, also erblich ist. Solcher Mutationen kennen wir bisher drei Typen, nämlich: 1. Die Veränderung eines einzelnen Gens; die dadurch entstehende Mutante zeigt zur Ausgangsform einfaches Mendelsches Verhalten. 2. Die Veränderung einer Gruppe von Genen, oder, in Morgans Ausdrucksweise, eines Chromosomabschnitts mit der Konsequenz eines mendelnden Erbgangs, kompliziert durch das Koppelungsphänomen. Über diesen Typus wissen wir einiges durch die Arbeiten von Bridges, Mohr, Nilsson-Ehle. 3. Die Veränderung durch Ausfall oder Verdoppelung ganzer Chromosomen, beginnend mit einem Chromosom, endend mit der Verdoppelung des ganzen Satzes. Tatsachen, die ja bekanntlich ihren Ausgangspunkt in der Entdeckung der tetraploiden *Oenothera lamarckiana* hatten und neuerdings durch die Arbeiten von Blakeslee an *Datura* und Winkler an *Solanum* besonderes Interesse gewonnen haben.

Wenn wir nun unsere erste Hauptfrage nach dem Wesen der Mutation stellen, so bietet der Typus der chromosomalen Mutation kein genetisches Problem weiter dar; im Vordergrund steht hier vielmehr die entwicklungsphysiologische Frage, wieso die Verdoppelung eines oder mehrerer Chromosomen spezifische Charaktere des Organismus hervorruft. Doch dies Problem gehört nicht zu unserem heutigen Thema. Beim zweiten Typ, der multifaktoriellen Mutation, ergibt sich bereits die Alternative: Ist ein ganzes Stück Chromosom ausgefallen, wie die Bezeichnung von Bridges *deficiency* andeutet? Dann gehört der Fall auch in das Gebiet der chromosomalen Mutation, also der grob sichtbaren Verursachung. Oder aber eine Gruppe von Genen wurde nur inaktiviert; dann fügt sich dieser Fall dem Typus der

Genmutation ein: so brauchen wir also bei den weiteren Erörterungen uns nur mit der Genmutation zu befassen. Worin nun besteht diese?

Auch hier wäre nun wieder die einfachste Lösung die, daß der Mutationsvorgang in dem Ausfallen eines alten oder dem Hinzukommen eines neuen Gens, also etwas Grobmechanischem, bestünde, wie dies wohl die ursprüngliche Idee der Presence-Absence-Hypothese von Bateson war. Es kann auch gar nicht geleugnet werden, daß derartiges vorkommen kann. Für die Mehrzahl der bekannten Mutationen aber stößt die Vorstellung auf Schwierigkeit. Eine exakte experimentelle Prüfung ist aber, soweit wie man bis jetzt sehen kann, nur auf eine Art möglich, nämlich durch Vergleich einer gewöhnlichen Mutante mit einem Individuum, bei dem das betreffende Gen sicher deshalb fehlt, weil das ganze Chromosom, in dem es liegt, nachweisbar fehlt. Mit einem solchen Fall hat uns tatsächlich Bridges bekannt gemacht. Er konnte bekanntlich *Drosophila* züchten, in denen non-disjunction des vierten Chromosoms eingetreten war, wobei also auch Individuen mit nur einem vierten Chromosom auftraten. In diesem liegen die rezessiven Charaktere für verbogene Flügel und reduzierte Augen. Wenn das vorhandene vierte Chromosom diese Eigenschaften enthielt, dann war ja die Möglichkeit gegeben, normal-chromosomige Individuen mit zwei rezessiven Faktoren, also rezessiv homozygot mit solchen zu vergleichen, bei denen ein rezessiver Faktor vorhanden war, der andere sicher fehlte. Bestünde die rezessive Mutation aus dem Fehlen eines Gens, dann sollten die Individuen in beiden Fällen gleich sein. Tatsächlich waren die Charaktere bei den Individuen mit nur einem Chromosom verstärkt vorhanden, was so gedeutet werden kann, daß es doch eben etwas anderes ist, ob ein rezessives Gen vorhanden ist oder tatsächlich fehlt. Immerhin muß zugegeben werden, daß auch eine andere Interpretation des Falls möglich ist und auch von Bridges gegeben wird. Größere Schwierigkeiten dürften aber der Ausfalls- und Additionshypothese aus der Tatsache erwachsen, daß bereits eine ganze Anzahl von Mutanten bekannt sind, die nach einiger Zeit durch umgekehrte Mutation wieder zur Ausgangsform zurückkehren, ja in einem von Blakeslee beschriebenen Fall tritt der Rückschlag sogar vegetativ ein. So neigen wir denn zur Ansicht, daß die Genmutation durch irgend eine Veränderung im Gen hervorgerufen wird.

Welcher Art ist nun diese Veränderung? Wüßten wir, was das Gen ist, so wäre die Frage nicht so schwer zu beantworten. Tatsächlich liegen aber die Verhältnisse umgekehrt: eine der Methoden, vielleicht das Wesen des Gens aufzuklären, ist gerade das Studium der Mutation. So müssen wir zusehen, ob irgendwelche Mutationstatsachen uns den Weg weisen.

Im großen und ganzen zwingen uns die Erscheinungen der belebten Natur, das Gen als etwas relativ Stabiles zu betrachten. Wollen wir aber darüber exakte Daten erhalten, so begegnen wir großen Schwierigkeiten. Da ist zunächst die Tatsache, daß nur phänotypisch große Veränderungen in der

Regel zur Beobachtung kommen und hier auch in der Regel nur solche der äußeren Morphologie: kleine Schritte, wie alle Veränderungen physiologischer Charaktere, bleiben unbemerkt. Die meisten Mutationen sind rezessiv, werden also bei Wechselbefruchtung in der Regel nicht gefunden werden, da die Mutation meist nur an einem Gen, also heterozygot, erscheint und meist auch nur an einem Individuum. Die im Experiment beobachteten Mutanten besagen also nicht sehr viel über die wirkliche Frequenz des Phänomens. Tatsächlich schließt Baur aus seinen Erfahrungen an *Antirrhinum*, daß die Mutation ein sehr häufiges Phänomen sei, so häufig, daß sogar der Begriff der reinen Linie dadurch illusorisch werde. Umgekehrt halten aber die *Drosophila*-Forscher, trotz der 300 Mutanten dieser Fliege, die Mutation für eine seltene Erscheinung. Exakte Versuche in dieser Richtung sind jetzt von Muller und Altenburg begonnen. Sie benützen Faktoren im X-Chromosom der *C.*, da deren Veränderung ohne weiteres bei der Hälfte der Söhne sichtbar wird. Sie kommen dabei zum Resultat, daß unter der Annahme von 500 Genen in diesem Chromosom jedes nur einmal in 2000 Jahren mutiert. Wir können also aus der Zahl der Mutationsvorgänge nur mit Vorbehalt schließen, daß die als Mutation bezeichnete Veränderung des Gens nicht leicht stattfindet.

Die letztgenannten Untersuchungen hatten sich besonders mit dem mutativen Auftreten von sogenannten Lethalfaktoren befaßt, und zwar war dies besonders geschehen, weil nach den Erfahrungen bei *Drosophila* die große Mehrzahl der Mutationen sogenannte Lethalfaktoren betrifft. Das bedeutet natürlich nichts anderes, als daß es sehr viele Gene gibt, deren Konstanz lebensnotwendig ist, deren mutative Veränderung aber Störungen der Entwicklung im Gefolge hat, die zur Lebensunfähigkeit führen. Darin sind aber sichtlich die lethalen Mutationen nur graduell von den andern verschieden. Denn für *Drosophila* wird immer wieder angegeben, daß die Mutanten in ihrer großen Mehrzahl weniger lebensfähig sind als die Stammform (natürlich reden wir hier nicht von der Beziehung zur Selektion) und je größer der Mutationschritt erscheint, um so geringer die Lebensfähigkeit. Ja, von den dominanten Mutanten, die nur etwa 10% ausmachen, ist die Mehrzahl in homozygotem Zustand überhaupt nicht lebensfähig¹⁾. Diese Tatsachen zeigen also, daß die Mutation eine Veränderung des Gens darstellt, die, ganz allgemein gesprochen, seine Funktion beeinträchtigt.

Unter diesen Umständen ist kaum zu erwarten, daß irgendwelche beliebigen Veränderungen an der als Gen bezeichneten Substanz mit dem Ergebnis des Entstehens einer Mutante stattfinden können. Im Gegenteil ist zu erwarten, daß die Veränderungsmöglichkeiten des Gens, die zu einer lebensfähigen Mutante führen, sehr beschränkt sind. Dafür spricht die Tat-

¹⁾ Nach Mohrs neuesten Untersuchungen könnte dies allerdings darauf beruhen, daß in Wirklichkeit eine deficiency vorliegt.

sache, daß so sehr viele mutative Veränderungen in den verschiedensten Tiergruppen den gleichen Phänotypus zeigen: Albinos, Melanismen, Schecken und andere Farben. Für verschiedene *Drosophila*-Spezies kennt man ja völlig analoge Mutanten und in einem Fall ist sogar von Sturtevant wahrscheinlich gemacht, daß es sich um die gleichen Veränderungen homologer Gene handelt.

Damit kommen wir nun zu der Frage, ob die Veränderung des Gens, die als Mutation bezeichnet wird, irgendwie zeitlich oder örtlich lokalisiert ist, woraus etwa Schlüsse auf die Natur der Veränderungen gezogen werden könnten. Wir nehmen es bei dieser Frage als erwiesen an, daß das Gen ein irgendwie geartetes Substanzteilchen ist, das seine Lage im Chromosom hat, so daß die Frage sich genauer so stellt: „An welchem Punkt des Chromosomenzyklus tritt die mutative Veränderung des Gens ein?“ Am leichtesten läßt sich dies feststellen bei geschlechtsgebundenen rezessiven Mutationen, die ja, wenn sie im Ei auftreten, bei allen Söhnen (im Fall männlicher Heterozygotie wie bei *Drosophila*) sichtbar werden müssen. Nach Bridges erschienen etwa die Hälfte solcher Mutanten zuerst als einzelne Männchen, also muß die Genveränderung in einem einzelnen Ei nach der letzten Oogonienteilung stattgefunden haben, kann also in der Synapsis, der Wachstumsperiode oder den Reifeteilungen vor sich gegangen sein. Da aber auch gelegentlich die Mutante gleichzeitig bei mehreren Männchen erschien, so kann die Mutation auch in jungen Oogonien statthaben. Nun kann es aber auch keinem Zweifel unterliegen, daß die Mutation in den Genen somatischer Zellen stattfinden kann. Gerade in den letzten Jahren hat sich viel Material angehäuft, das diesen Vorgang sicherstellt. Correns, Emerson, Blakeslee und Baur haben solche Fälle beschrieben, aus denen mit Sicherheit hervorgeht, daß dominante wie rezessive Mutationen in irgendwelchen Zellen auftreten können. Natürlich ist die Erbllichkeit nur dann festzustellen, wenn die betreffenden Zellen der Keimbahn angehören. Auch bei *Drosophila* sind übrigens solche vegetative Mutationen festgestellt. Es scheint also, daß die mutativen Veränderungen des Gens weder zeitlich noch örtlich lokalisiert sind. Nur ein Befund ist uns bekannt, der anders lautet: Emerson findet, daß die vegetativen Mutationen beim Mais um so häufiger werden, je weiter die Entwicklung der betreffenden Pflanze fortgeschritten ist. Vor der Hand dürfte es aber kaum möglich sein, daraus Schlüsse auf das Wesen der Mutation zu ziehen.

Gibt es nun angesichts der Unmöglichkeit, an das Gen selbst heranzukommen, denn überhaupt Tatsachen, die Rückschlüsse auf das Wesen der mutativen Veränderung gestatten? Solange wir das Gen selbst nicht anpacken können, gibt es meines Erachtens nur eine Möglichkeit, auf die Art seiner Veränderung Rückschlüsse zu ziehen: nämlich durch das Studium ihrer Wirkung. Als Analogie mag das Studium der Fermente genannt werden. Noch niemand hat ein Ferment isoliert und seine chemische Zusammensetzung untersucht, und trotzdem hat das qualitative und quantitative Studium der

Wirkung ihres Vorhandenseins eine Fülle von Erkenntnis vermittelt. Ähnlich sollte es mit den Genen und ihrer mutativen Veränderung gehen. Und da scheint es uns, als ob die erste Möglichkeit, einen Schritt weiter zu kommen, durch das Verhalten der durch Mutation entstandenen multiplen Allelomorphe gegeben sei. Bekanntlich versteht man unter multiplen Allelomorphen Serien mutierter Faktoren, die alle zueinander allelomorph sind. Da nun bei *Drosophila* gezeigt werden konnte, daß sie alle den gleichen Faktorenaustauschwert haben, so ist die einfachste Annahme die, daß multiple Allelomorphe verschiedenartige Zustände des gleichen Gens sind. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die meisten solchen Serien die gleiche Außeneigenschaft beeinflussen und zu einer kontinuierlichen Reihe dieser Eigenschaft führen. Es sind aber auch Serien beim Mais durch Emerson, *Drosophila* durch Muller, *Paratettix* durch Nabours bekannt geworden, bei denen die Phänotypen nicht seriiert werden können, ja sogar gar nicht die gleiche Außeneigenschaft betroffen wird. In zwei günstigen Fällen vermochte ich nun die Entwicklung der Außeneigenschaft bei Systemen multipler Allelomorphen zu untersuchen, und zwar für Serien des Geschlechtsfaktors in der Analyse der Intersexualität und für Serien eines Pigmentierungsfaktors bei der Analyse der geographischen Variabilität von Schwammspinnerräupen. In beiden Fällen zeigte es sich, daß die verschiedenen multipel-allelomorphen Zustände des betreffenden Faktors die Wirkung hatten, die Geschwindigkeit einer bestimmten, im Gang der Entwicklung des Individuums ablaufenden Reaktion mehr oder minder zu beschleunigen. Nach Analogie mit bekannten chemischen Erscheinungen wurde deshalb geschlossen, daß die als multiple Allelomorphe bezeichneten Gene verschiedene quantitative Zustände des gleichen Gens sein müssen. Dieser Schluß wurde noch dadurch bedeutend gestärkt, daß in dem einen Fall, dem der Geschlechtsfaktoren, gezeigt werden konnte, daß die Wirkung in bezug auf die geschlechtliche Differenzierung durch zwei unabhängig verlaufende, aber rivalisierende Reaktionen bedingt ist, deren Schnittpunkt über das Resultat entscheidet. Die Lage des Schnittpunktes ist aber durch die relative Quantität der involvierten Gene bedingt. Ein ähnlicher Versuch, durch Verbindung von genetischem Experiment mit entwicklungsgeschichtlicher Analyse in das Wesen des Gens und seiner mutativen Veränderung einzudringen, ist mir nicht bekannt. Nur indirekt können vielleicht Zelenys Versuche an der *Drosophila*-Mutation bandäugig und ihren multiplen Allelomorphen normal und ultrabandäugig verwandt werden.

Hier mutierte das gewöhnliche eiförmige Auge zu einem schmal bandförmigen Auge. Während ersteres im Durchschnitt 800 Fazetten besitzt, hat letzteres nur ca. 80. Die Mutation ist unvollständig dominant. Später erschien nun eine weitere Mutation mit nur etwa 20 Fazetten, die ultrabandäugig genannt wurde. Diese ist nun mehr dominant als die Bandäugigkeit. Während ein Bastard zwischen normal mit 810 Facetten und einer bandäugigen Minuslinie mit 35 Facetten Bastardweibchen mit 400 Facetten liefert.

gibt eine Kreuzung der gleichen normalen Linie mit der ultrabandäugigen Mutation von 22 Fazetten in F_1 nur 36 Fazetten. Auch dies Resultat läßt sich mit der Vorstellung erklären, daß die betreffenden Mutationen quantitativer Natur waren.

Die Annahme, daß der Mutationsvorgang, der zur multiplen Allelomorphic führt, in einer Veränderung der Quantität der als Gen bezeichneten Substanz besteht, ist wohl bisher die einzige Hypothese über das Wesen der Mutation, die sich aus der Verknüpfung genetischer und entwicklungsphysiologischer Untersuchung hat ableiten lassen. Ihr großer Vorzug ist unseres Erachtens, daß sie erlaubt, die als Mutation bezeichneten Vorgänge am Gen direkt mit ihrem phänotypischen Effekt zu verknüpfen durch die Annahme, (die wir glauben bewiesen zu haben), daß eben respektiven Genquantitäten Geschwindigkeiten von ihnen katalysierter Reaktionen entsprechen. In dieser Form erlaubt aber unsere Annahme eine Anwendung weit über die Erscheinung der multiplen Allelomorphic hinaus, ja ist anwendbar auf eine sehr große Zahl verschiedenartiger Mutanten. Nehmen wir etwa einen der bekannten zahlreichen Fälle, in denen eine bestimmte phänotypische Eigenschaft, etwa eine Augenfarbe, durch Mutation ganz verschiedener Gene in gleicher Weise hervorgebracht ist. Wir können uns nun etwa vorstellen, daß ein Gen vorhanden ist, das die spezifische Geschwindigkeit einer Reaktion bedingt, die mit der Pigmentbildung zu tun hat, derart, daß in einem bestimmten Moment die Pigmentbildung beginnt. Eine geringere Quantität verlangsamt die Geschwindigkeit der Reaktion, die Oxydation des Chromogens beginnt später, läuft nicht vollständig ab bis zum Entwicklungsende und eine mutierte Augenfarbe resultiert. Ein ganz anderes Gen mag mit der Zeit zu tun haben, die in der Entwicklung der Augendifferenzierung zur Verfügung steht. Eine quantitative Veränderung des Gens beschleunige die betreffende Reaktion, verkürze diese Entwicklungszeit und *ceteris paribus* kommt dann eine phänotypisch identische Augenmutation zum Vorschein. Es ist wohl nicht nötig, dies weiter auszuspinnen: es ist ohne weiteres klar, daß so durch geringe Quantitätsänderungen eines Gens, das auf das feinste dosierte System von zeitlich genau abgestimmten Reaktionsabläufen, das nach unserer Ansicht die Entwicklung beherrscht, in der mannigfachsten Weise und mit dem mannigfachsten Effekt verschoben werden kann. Nebenbei gesagt würde dies auch die lethale Natur der meisten Mutanten erklären: eine zu früh oder zu spät ankommende Reaktion trifft ja nicht mehr die gleiche Situation an, mit der sie zusammenarbeiten muß, um die harmonische Entwicklung zu ermöglichen, eine Vorstellung, die sich übrigens auch auf ganz anderem Weg, nämlich in Stockards und Newmans Analyse der durch Bastardierung hervorgerufenen Entwicklungshemmungen ergeben hat.

Wenn wir also die mutative Veränderung der Genquantität für äußerst wichtig halten, so soll damit nicht gesagt sein, daß nicht qualitative Ver-

änderungen des Gens vorkommen, ja, wenn phylogenetisch betrachtet, sogar vorkommen müssen. Wir können aber zunächst keinen Weg sehen, wie solche nachgewiesen werden könnten. Wenn Reichert zeigt, daß Hämoglobin wie Stärke für jede Tier- resp. Pflanzenart spezifisch sind und wahrscheinlich Stereoisomere darstellen, so kann man vielleicht daraus schließen, daß auch im Keimplasma spezifische Stereoisomere vorhanden sind, daß also vielleicht die Mutation eines Gens im Auftreten eines neuen Stereoisomers besteht. Ich wüßte aber nicht, wie man eine solche Vorstellung beweisen könnte.

Damit kommen wir nun zu unserer zweiten Hauptfrage: was verursacht die Genmutation? Wenn wir ehrlich sein wollen, können wir sagen, daß wir darüber nichts, rein gar nichts wissen. Alle bisherigen Angaben über experimentelle Erzeugung von Mutanten konnten der Kritik nicht standhalten. Das einzige, was wir zu dem Problem anführen könnten, sind ein paar negative Befunde. So wissen wir, daß häufig die mutative Veränderung des Gens zur Zeit oder nach der Synapsis vor sich geht, also zu einem Zeitpunkt, in dem die Chromosomen konjugiert sind. Man muß also wohl annehmen, daß die Gene eines Paares sich unter identischen Bedingungen befinden. Trotzdem mutiert in der Regel nur der eine der beiden Partner. Die Ursachen dafür dürften also wohl kaum außerhalb des Chromosoms liegen. Ähnliches besagen neuere Befunde von Emerson über Perikarpmutation beim Mais: Hier tritt die Mutation des Faktors nie ein, wenn das Gen homozygot ist, stets nur, wenn es heterozygot ist, so daß man an einen Einfluß des Partnergens auf den Mutationsvorgang denken könnte. Das ist die ganze magere Ausbeute, die uns dies wichtige Problem bisher liefert.

Damit kommen wir zum dritten Hauptpunkt, der Frage der Bedeutung der Mutation für die Artbildung. Da sei zunächst der Typus der chromosomalen Mutation vorausgenommen. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß durch Verdoppelung eines oder aller Chromosomen auch in der Natur Formen entstehen können, die beständig bleiben, also etwa gigas-Formen oder Formen, die Blakeslees *Datura*-Mutanten analog sind. Es ist aber schwer vorstellbar, daß ein solcher Vorgang durch öftere Wiederholung zu weitgehenderer Formensonderung führt und zur Differenzierung von Arten. Gewiß verdient es Beachtung, daß in manchen Tier- und Pflanzengruppen, also etwa *Artemia* und Getreide nahe verwandte Formen existieren, deren Chromosomen Multiple einer Grundzahl darstellen. Daraus aber weitergehende Schlüsse zu ziehen, erscheint uns zunächst noch verfrüht.

Wie steht es nun mit den faktoriellen Mutationen? Darwin hatte bekanntlich den Sports ursprünglich eine weitgehende Bedeutung für die Artbildung zuerkannt, änderte dann aber später seine Ansicht. Wenn wir nun heute das Material betrachten, auf das Darwin sich später stützte, also vor allem Haustiere und Hauspflanzen, so kommen wir zur Überzeugung, daß tatsächlich bei der Entstehung ihrer Formenfülle die Mutation

keine überragende Bedeutung hatte. Gewiß gehen manche, besonders in der Natur unmögliche Erbeigenschaften, auf Mutationen zurück, also etwa Dackelbeine, Mopskopf, gefüllte Blüten usw. Aber, zumindestens im Tierreich, wie mir scheint aber auch im Pflanzenreich, sind die Domestikationsformen in ihrer überwiegenden Zahl das Produkt von Spezieskreuzungen mit der darauffolgenden Neurekombination und all ihren genotypischen wie physiologischen Konsequenzen und zwar Kreuzungen von in der Natur isolierten Spezies, die sich ohne Beteiligung des Menschen kaum je kreuzen würden. Das außerordentliche Material an untersuchten Mutanten, das uns nun die *Drosophila*-Arbeiten lieferten, zeigt, daß der dort beobachtete Typ von Genommutanten wohl kaum als Artbildung in Betracht kommen kann, da ja fast alle dominanten Mutanten homozygot lebensunfähig sind und auch die Mehrzahl der rezessiven Mutanten entweder in ihrer Lebensfähigkeit oder aber sonst einer natürlichen Selektion nicht gewachsen sind. Das soll natürlich nicht heißen, daß nicht auch in der Natur entsprechende Mutanten auftreten und bestehen können. Sicher ist das der Fall; ich erinnere nur an die melanistische Form der Nonne, die allmählich die Stammform verdrängt. Wie ich nachgewiesen habe, beruht die Differenz der zwei Formen auf drei polymeren Faktoren, von denen einer geschlechtsbegrenzt ist, und mit diesen drei Mutationsschritten muß eine bisher noch unbekannte physiologische Veränderung Hand in Hand gegangen sein, die der neuen Form Selektionsvorteil gibt. Aber niemals würde so eine neue Nonnenspezies entstehen.

Neuerdings hat nun Sturtevant einen, wie mir scheint, außerordentlich lehrreichen Vergleich zwischen den natürlichen Arten von *Drosophila* und den Mutanten des Experiments durchgeführt. Sein Resultat, das jeder Kenner irgendeiner Tiergruppe bestätigen wird, ist: Arten unterscheiden sich voneinander durch zahllose, aber an sich unwesentlich verschiedene Charaktere, die Mutanten aber unterscheiden sich stark in wenigen Charakteren, sind aber in allen übrigen Charakteren identisch. Nun sind natürlich die Mutanten des Experiments deshalb relativ stark in wenigen Charakteren verschieden, weil nur die großen Abweichungen beobachtet werden. Trotzdem ist anzunehmen, daß auch die ganz kleinen Mutationsschritte, die den Organismus wenig verändern und deshalb wohl auch nicht sein Gleichgewicht stören, ebenso häufig sind, nur nicht beobachtet werden. Wenn also zwei Ausgangsstrecken isoliert sind und dauernd solch kleine Mutationen erfahren, könnten schließlich differente Arten entstehen, die sich in zahlreichen Erbfaktoren unterscheiden. Damit sind nun allerdings nicht alle Schwierigkeiten überwunden. Man denke nur an die Sterilität der Artbastarde. Aber eines sehen wir, mancher vielleicht mit Erstaunen, daß die Tatsachen uns so im wesentlichen wieder zu Darwin zurückgeführt haben, Darwins Auffassung allerdings verbessert durch die exakte Analyse seines Sammelbegriffs der Variation.

Fassen wir nun das Resultat unserer Erörterungen zusammen, so können wir sagen, daß wir bereits sehr viel von den Mutationstatsachen wissen, sehr wenig vom Mutationsphänomen und gar nichts von den Mutationsursachen, während die Bedeutung der Mutation für die Artbildung wenigstens auf dem Weg der Klärung ist. Eine wägende Betrachtung der Gesamtsituation scheint uns aber deutlich zu zeigen, daß weiterer Fortschritt in der Erkenntnis des Wesens der Mutation und damit der Natur des Gens nur durch engste Verknüpfung von genetischem und entwicklungsphysiologischem Studium erzielt werden kann; und daß ferner ein vertieftes Verständnis der Beziehungen von Mutation zur Artbildung nur durch Zusammenarbeit der Genetik mit Systematik und Geographie der Tiere und Pflanzen erreicht werden kann.

An das Referat schloß sich eine lebhafte Diskussion, die sich vor allem um die Frage der großen und kleinen Mutationen und die Bedeutung der letzteren für die Artbildung bewegte. Es beteiligten sich an der Diskussion die Herren: Przibram-Wien, Baur-Berlin, Nilsson-Ehle-Lund, Hartmann-Berlin-Dahlem, Ernst-Zürich, Hatschek-Wien, Pia-Wien, Nachtsheim-Berlin, Werneck-Wien, Lebzelter-Wien, R. Hertwig-München und der Referent. Da die Zeit bereits sehr vorgerückt war, wurde die Diskussion um 1 Uhr abgebrochen und in der Nachmittagssitzung zu Ende geführt.

2. Sitzung.

Den Vorsitz in der Nachmittagssitzung, die um 3 Uhr eröffnet wurde, übernahm auf Vorschlag von Herrn Wettstein unter allgemeiner Zustimmung der Senior der anwesenden Mitglieder, Herr R. Hertwig-München. Nach einigen kurzen Dankesworten wurde zunächst die Diskussion zu dem Referat Goldschmidts zu Ende geführt und hierauf Herrn Kniep das Wort zu seinem Vortrag erteilt.

Herr H. Kniep-Würzburg: Über erbliche Änderungen von Geschlechtsfaktoren bei Pilzen.

Die Isolierung einzelner Basidiosporen und die Aufzucht von Einspormyzelien aus ihnen hat bei zahlreichen Hymenomyzeten zu dem Ergebnis geführt, daß die diploide Phase nur auftritt, wenn mehreren (mindestens zwei) solchen Einspormyzelien Gelegenheit gegeben ist, zusammenzuwachsen und zu kopulieren. Derartige haplodiozische (heterothallische) Formen sind z. B. *Schizophyllum commune* und *Aleurodisus polygonus*. Bei letzterem konnten die vier Sporen einzelner Basidien isoliert werden. Aus dem gegenseitigen Verhalten der daraus aufgezogenen Myzelien ließ sich auf die Art der Aufspaltung der die Geschlechtsverschiedenheit bedingenden Anlagen schließen. Es zeigte sich, daß die Spaltung nach dem Dihybridenschema vor sich geht. Schreiben wir für die Zygote die Formel ABab, so müssen bei normaler

Aufspaltung vier verschiedene Gameten entstehen: AB und ab einerseits, Ab und aB andererseits. Die beiden ersteren werden zu je zwei aus einer Basidie herauspalten, die beiden anderen aus einer anderen. Nur diejenigen Kombinationen zweier Haplonten führen nun zur Kopulation, durch die die Zygote ABab wieder hergestellt wird. Sind den beiden miteinander kombinierten Myzelien zwei oder ist ihnen auch nur ein Faktor gemeinsam (was z. B. bei Kombination von Ab mit AB der Fall wäre), so tritt keine Kopulation ein, also auch keine Schnallenbildung, an deren Auftreten wir uns davon Rechenschaft geben können, daß Kopulation stattgefunden hat. Auch *Schizophyllum* zeigt die bei *Aburodiscus* beobachtete Aufspaltung in vier geschlechtsverschiedene Haplonten. Wie ich schon früher (Verhandl. d. Physikal.-Medizin. Gesellschaft Würzburg, N. F. Bd. 47, Heft 1, 1922) hervorgehoben habe, kommen aber bei *Schizophyllum* gelegentlich Unregelmäßigkeiten vor in dem Sinne, daß neben den vier „normalen“ Typen noch andere auftreten, die in ihrer Reaktionsweise zwar teilweise, nie aber völlig mit den anderen übereinstimmen. Die genauere Untersuchung dieser Abweichungen hat nun ergeben, daß sie (wenigstens zum größten Teil) auf genotypischer Änderung von Geschlechtsfaktoren beruhen. (Unter Geschlechtsfaktoren sollen die oben mit den Buchstaben A, B, a, b, bezeichneten Faktoren verstanden werden, da den Haplonten, in denen sie enthalten sind, durch sie ein bestimmtes sexuelles Reaktionsvermögen aufgeprägt wird.) Bei normaler Aufspaltung wird einer der vier verschiedenen Haplonten jeweils nur mit einem der drei anderen reagieren (kopulieren), mit demjenigen, der ihn zur Zygote ABab ergänzt. AB wird also nur mit ab reagieren und umgekehrt, Ab nur mit aB. Es stellte sich nun heraus, daß bei *Schizophyllum* gelegentlich Haplonten auftreten, die mit zwei von den normalen Typen kopulieren. Sind solche abweichende Formen vorhanden, so bekommen die Tabellen, in denen das gegenseitige geschlechtliche Verhalten der isolierten Einspormyzelien registriert wird, ein unübersichtliches Aussehen, wie das z. B. Tab. VI meiner oben zitierten Veröffentlichung (1922, S. 23) zeigt. Die Kopulation mit zwei von den vier normalen Haplonten kann nun verschiedene Gründe haben. Es könnte sein, daß beim Plattenguß, mit Hilfe dessen die Einspormyzelien isoliert wurden, zufällig einmal zwei Sporen zusammen zu liegen kommen. Wenn diese etwa die Formel AB und ab haben, so muß natürlich ein diploides Myzel auftreten, was an dem Vorhandensein von Schnallen erkannt werden kann. Haben sie aber beide einen Geschlechtsfaktor gemeinsam (also z. B. Ab und AB), so ist Kopulation und folglich auch Schnallenbildung ausgeschlossen. In einem solchen Falle ist der Doppelcharakter des aus den zwei Sporen entstandenen Myzels allein durch mikroskopische Untersuchung nicht feststellbar. Ein Mischmyzel dieser Art muß nun, wie leicht ersichtlich, sowohl mit aB (vermöge seines Gehalts an Ab) wie mit ab (vermöge seines Gehalts an AB) reagieren, sich also verhalten, wie wir das oben angegeben haben. Die Zygoten, die nach solcher Kopulation auftreten, ent-

halten keinen neuen Faktor. Sie haben die Formel $ABab$ und müssen demnach in der gleichen Weise aufspalten wie die ursprüngliche Zygote, von der die Versuche ausgingen. Eine zweite Möglichkeit, wie das Zustandekommen der abweichenden, mit zwei Normaltypen reagierenden Myzelien erklärt werden kann, ist nun die: Es könnte von den beiden Geschlechtsfaktoren einer (z. B. A) soweit verändert worden sein, daß er sowohl von A wie von a erheblich verschieden ist. Tritt beispielsweise beim Haplonten AB eine solche Änderung ein (sie möge durch Fettdruck und den Index 1 gekennzeichnet werden, so daß der Haplont also zu schreiben wäre: A_1B), so wird jetzt eine Reaktion sowohl mit ab wie mit AB zu erwarten sein. Ändert sich z. B. im Haplonten aB der Faktor B in B_1 , so wird aB_1 mit Ab und AB kopulieren usw. Wenn derartige Änderungen erblich sind, dann müssen die „neuen“ Geschlechtsfaktoren in der Nachkommenschaft wiederkehren. Wir werden also unter den F_1 -Haplonten den neuen Faktor wiederfinden müssen, und zwar bei normaler Aufspaltung in etwa 50% der Fälle. Diese Erwartung hat sich bestätigt. In der Nachkommenschaft eines Fruchtkörpers Y , der durch Kombination eines Haplonten vom Fruchtkörper W und eines anderen vom Fruchtkörper E (vergl. a. a. O. 1922, S. 18) gewonnen worden war, traten erbliche Änderungen einzelner Faktoren auf. Aus Gründen, die hier nicht weiter erörtert zu werden brauchen, schreibe ich für den Fruchtkörper Y die Formel $A'b'aB$. Die vier normal herausspaltenden Haplonten würden also sein: $A'b'$, aB , $A'B$, ab' . Unter der Nachkommenschaft war aber ferner ein Haplont von der Formel A'_1B . Er wurde mit $A'b'$ kombiniert. Der so gewonnene Diplont fruktifizierte und wurde zum Streuen von Sporen gebracht. Die 22 F_1 -Haplonten, die isoliert wurden, hatten die Formeln A'_1B , $A'b'$, A'_1b' , $A'B'$. zahlenmäßig traten sie auf im Verhältnis 2:7:8:5. Die Formel konnte durch Rückkreuzung in leicht ersichtlicher Weise festgestellt werden. Daß die Übereinstimmung des Zahlenverhältnisses mit der Theorie eine verhältnismäßig schlechte ist, erklärt sich wohl ausschließlich aus der geringen Zahl der Haplonten. — In der Nachkommenschaft des gleichen Fruchtkörpers Y zeigten sich nun auch noch andere Mutationen von Geschlechtsfaktoren, die es z. B. ermöglichten, einen Diplonten von der Formel $a_1BA'B_1$ synthetisch zu erzeugen. In diesem sind also zwei erblich veränderte Gene enthalten. Bei der Aufspaltung zeigten sich, wie zu erwarten, die vier Haplonten a_1B' , $A'B_1$, a_1B_1 , $A'B$. Der interessanteste davon ist zweifellos der dritte, denn er enthält die beiden „neuen“ Gene. Das muß zur Folge haben, daß er mit sämtlichen vier „normalen“ Haplonten des Ausgangsmaterials ($A'B$, ab' , $A'b'$, aB) kopuliert. Von den anderen drei Haplonten müssen zwei (diejenigen, die je einen „neuen“ Faktor enthalten) mit je zwei Haplonten des Ausgangsmaterials Reaktion ergeben, der vierte nur mit einem. Diese Voraussetzungen haben sich alle bestätigt. Das Verhalten ist also ein völlig anderes als bei der Nachkommenschaft einer Zygote, an deren Synthese ein Mischmyzel im oben

auseinandergesetzten Sinne beteiligt war. Auch solche Mischmyzellen sind mir gelegentlich begegnet. -- Wenn es gelingt, mehrere Mutanten je eines Geschlechtsfaktors zu erzielen, so muß es möglich sein, eine Zygote zu erhalten, die aus vier „neuen“ Genen besteht. Sie würde in unserem Falle die Formel haben: $A_1B_1a_1b_1$. Wenn sie rein aufspaltet, so müßten sämtliche vier daraus hervorgehenden Haplonten mit sämtlichen vier des Ausgangsmaterials kopulieren. Wir würden also dann das Verhalten haben, das sich zeigt, wenn man Haplonten von Fruchtkörpern verschiedener Standorte miteinander kreuzt, wie ich das schon früher beschrieben habe. Bisher konnte ich nur eine Zygote mit drei mutierten Faktoren erzeugen. Ich zweifle aber nicht, daß in absehbarer Zeit auch der letzte Schritt zu dem aus vier mutierten Genen zusammengesetzten Diplonten zurückgelegt werden wird.

Die hier in aller Kürze wiedergegebenen Ergebnisse sind ausführlicher unter Beigabe von Tabellen in dieser Zeitschrift, Band XXXI, Heft 1 dargestellt.

Zur Diskussion sprachen die Herren Bauch-Weihenstephan, Hartmann-Berlin-Dahlem und der Vortragende.

Herr M. Hartmann-Berlin-Dahlem: Über sexuelle Differenzierung und relative Sexualität.

Nachdem die experimentellen Untersuchungen der letzten Jahre über die Befruchtungsvorgänge bei Protisten ergeben haben, daß weder die Amphimixislehre noch die Verjüngungshypothese zur kausalen Erklärung der Befruchtungsvorgänge gültig sein könne, bleibt als allgemeine Befruchtungshypothese nur die Sexualitätshypothese übrig. Dieselbe hat zur Voraussetzung, daß zum mindesten eine physiologische Differenzierung der kopulierenden Gameten ganz allgemein auch bei den morphologisch rein isogamen Formen vorhanden sei. Es wurde über die vielfachen neueren Nachweise solcher physiologischer, teilweise sogar zytologischer Anisogamie bei Protozoen, Algen und Pilzen berichtet, so daß es bei dem gegenwärtigen Stand der Forschung außerordentlich wahrscheinlich ist, daß allgemein eine physiologische Verschiedenheit der Gameten vorliegt, die mithin einen wesentlichen Zug der Befruchtungsvorgänge ausmacht. Die Voraussetzung für eine allgemeine Sexualitätshypothese scheint demnach wohl gegeben.

Eine solche allgemeine Sexualitätshypothese muß natürlich allen bisher bekannten Tatsachen der Verteilung und Vererbung des Geschlechtes Genüge leisten. Dieselben zwingen uns jedoch zunächst zu folgenden drei Annahmen:

1. Jedes sexuelle differenzierte Individuum (σ wie φ) sowie jede sexuell differenzierte Gamete enthält zugleich die vollständigen Anlagen zur Erzeugung des entgegengesetzten Geschlechts. Diese Correns'sche These gilt nicht nur für höhere Pflanzen und Tiere, sondern auch für niedere Organismen (diploide wie haploide), wie durch die mitgeteilten Experimente

von F. v. Wettstein an einer monözischen *Vaucheria*-Art und von Bélaï an *Actinophrys sol* bewiesen wird.

2. Die Geschlechtsbestimmung besteht somit nur in der Unterdrückung der Merkmalspaare des einen Geschlechts.

3. Sie wird entweder während der vegetativen Phase durch äußere oder innere Bedingungen ausgelöst oder sie vollzieht sich durch besondere geschlechtsbestimmende erblich festgelegte Faktoren, also mendelistisch.

Je nachdem die genotypisch-mendelistische und die phänotypische Geschlechtsbestimmung in einer Haplo- oder Diplophase zutage tritt, ergeben sich daher vier Möglichkeiten der Differenzierung der Geschlechter:

a) Genotypisch-mendelistische Geschlechtsbestimmung.

α) Durch Reduktionsteilung, die die doppeltgeschlechtliche, gewissermaßen hinsichtlich der Sexualität heterozygote diploide Phase, in zwei einfach geschlechtliche haploide Formen aufspaltet. Sie kann nur bei Organismen mit ausgesprochener Haplo-Phase, also reinen Haplonten (*Phyllobium*, diöz. *Spirogyra*-Arten evt. Gregarinen) oder der Haplophase von Diplohaplonten (*Phycomyces*, *Hymenomyces*, *Laboulbeniaceen* und getrennt geschlechtlichen Moosen) vorkommen. Beide Geschlechter sind homozygot oder, da sie ja haploid sind, azygot. Haplo-mendelistische oder azygot-mendelistische Geschlechtsbestimmung.

β) Geschlechtsbestimmung durch Reduktion und Aufspaltung eines heterogametischen Geschlechts und Mixis mit den Gameten des anderen homozygoten Geschlechts nach dem Rückkreuzungsschema. Hier erstreckt sich die Geschlechtsdifferenzierung auch auf die diploide Phase (getrennt geschlechtliche höhere Tiere und Pflanzen). Diplo- oder zygot-mendelistische Geschlechtsbestimmung.

b) Phänotypische Geschlechtsbestimmung.

α) In der Haplophase eines reinen Haplonten (monözische *Vaucheria*- und *Spirogyra*-Arten oder Diplohaplonten (niedere Moose, *Monoblepharis*). Haplo-phänotypische Geschlechtsbestimmung.

β) In der Diplophase eines reinen Diplonten (*Actinophrys sol*, *Amoeba diploidea*, *Sagitta* usw.) resp. Diplohaplonten (*Selaginella*). Der Vorgang ist bei *Actinophrys* nach Bélaï besonders anschaulich und bedeutungsvoll, weil hier die Geschlechtstrennung an eine ganz bestimmte, einfache Äquationsteilung gebunden ist. Diplo-phänotypische Geschlechtsbestimmung.

Außer diesen drei aus der Verteilung und Vererbung des Geschlechts abgeleiteten Thesen ist noch eine vierte Gruppe von Tatsachen für eine Sexualitätshypothese zu berücksichtigen, die man als relative Sexualität bezeichnen kann. Es gibt nämlich unter den Protisten eine Anzahl von Fällen, bei denen das männliche Geschlecht überhaupt nicht zur Ausbildung oder wenigstens nicht zur Funktion gelangt. Statt dessen findet eine Kopulation zwischen zwei Kernen des weiblichen Geschlechtsorganes statt, so

z. B. bei dem Ascomyceten *Humaria granulata*. Diese Fälle nötigen zur Annahme, daß die Geschlechtsdifferenzierung nicht zu einer absoluten Verteilung der Geschlechtstendenzen führt und daß unter den Zellen resp. Kernen eines weiblichen Organs (und dasselbe gilt natürlich auch für ein männliches) wiederum stärkere weibliche und weniger stärkere vorhanden sein müssen, die unter Umständen geschlechtlich miteinander reagieren können.

Alle bisher erörterten Tatsachen führen uns also zu folgender Vorstellung über die Sexualität: Jede Geschlechtszelle (ja jede Zelle überhaupt) ist bisexuell und besitzt die vollständigen weiblichen wie männlichen Anlagekomplexe. Dadurch, daß die einen Anlagekomplexe gefördert werden, resp. in größerer Quantität vorhanden sind, die andern gehemmt werden oder in geringerer Quantität sich vorfinden, kommt es zu einem Überwiegen der männlichen oder weiblichen Tendenz der Zelle.“ „Durch das Überwiegen des einen oder des anderen Faktors wird eine Zelle männlich oder weiblich in bezug auf eine andere Zelle, bei der der entgegengesetzte Faktor überwiegt.“ „Die weiblichen und männlichen Sexualzellen sind jedoch nicht rein, absolut männlich oder weiblich, sondern nur relativ, besitzen also doch noch ihren bisexuellen Charakter.“ Es wird sich dabei wohl nur um quantitative Verschiedenheiten im Verhältnis der beiden Geschlechtsfaktoren oder ihrer Wirkung handeln. In Quantitätsunterschieden läge somit die Sexualität begründet, und es wurde früher schon aus dieser Auffassung heraus der Schluß gezogen, daß dann besonders bei rein phänotypischer Geschlechtsdifferenzierung niederer Organismen wahrscheinlich nicht nur zwei (extrem geschlechtliche, bipolare) Geschlechter, sondern mehrere Geschlechtsstufen vorkommen könnten, deren Vorhandensein sich dann experimentell würde nachweisen lassen. Ein solcher Nachweis würde eine Hauptstütze der hier vertretenen Sexualitätshypothese bedeuten.

Meine frühere Meinung, daß in den Versuchen von Burger und Kniep über multipolare Sexualität bei Pilzen solche Nachweise vorliegen, trifft nach der kritischen Nachuntersuchung der Befunde von Burger durch Blakeslee und den neuen Ergebnissen von Kniep nicht zu. Doch liegen in der Literatur Beobachtungen von Tröndle an *Spirogyra Speziana* und von Pringsheim an *Pandorina* vor, die sich im obigen Sinne einer relativen Sexualität deuten lassen. Auch eigene Versuche an einer diöcischen *Spirogyra*-Art im Sommer 1914 ergaben einzelne Fälle von relativer Sexualität. Vor allem hat neuerdings Brlaß bei *Actinophrys sol* Fälle beobachtet, die ganz für eine relative Sexualität sprechen. Die weiblichen Gameten eines Gametenpaares, dessen männlicher Partner seine Pseudopodien erst nach der falschen Seite gebildet hatte und daher nicht zur Kopulation gelangt war, wies nämlich hier nachträglich ebenfalls eine, wenn auch eine etwas schwächere Pseudopodienbildung (d. i. das morphologische Anzeichen des männlichen Geschlechtscharakters) auf. Die normale diplophänotypische Geschlechtsbestimmung ist hier offenbar

nicht genügend ausgefallen und der sonst weibliche Gamet hat dadurch eine, wenn auch schwächere, männliche Tendenz erhalten.

In der anschließenden Diskussion sprachen die Herren Kniep-Würzburg, Prell-Tübingen und der Vortragende.

Herr **R. Goldschmidt-Berlin-Dahlem**: **Experimenta crucis zur Geschlechtsumwandlung.**

Der Redner führt drei verwickelte Versuchsserien vor, die definitiv beweisen, daß die als letzter Grad der Intersexualitätsserie beim Schwammspinner entstehenden aus Weibchen umgewandelten Männchen tatsächlich die heterogametische Konstitution der Weibchen haben. Die ausführliche Veröffentlichung erfolgt in Untersuchungen über Intersexualität III in dieser Zeitschrift.

Diskussion: die Herren R. Hertwig-München, Seiler-Schlederlohe und der Vortragende.

Schluß der Sitzung kurz nach 6 Uhr.

Für den Abend auf 7 Uhr hatte die Gesellschaft ein größeres Publikum zu einem allgemeinen Vortrag im großen Festsale der Universität geladen. Die reich besuchte Versammlung beehrte auch der österreichische Bundespräsident, Dr. Michael Hainisch, mit seinem Erscheinen. Außerdem waren folgende Wiener Behörden und Korporationen offiziell vertreten: das Ministerium für Inneres und Unterricht, die Akademie der Wissenschaften, das Ministerium für Forst- und Landwirtschaft, die Universität Wien, das Staatliche Gesundheitsamt, die Hochschule für Bodenkultur, das Naturhistorische Staatsmuseum, die Geologische Bundesanstalt, die Gesellschaft der Ärzte, die Medizinische Fakultät der Universität u. a.

Nachdem der Vorsitzende der Gesellschaft, Hofrat R. Wettstein-Wien, und der Rektor der Universität Wien, Professor C. Diener, einige Begrüßungsworte an die Versammlung gerichtet hatten, hielt den Festvortrag

Professor Dr. **E. Baur-Berlin**: **Aufgaben und Ziele der Vererbungswissenschaft in Theorie und Praxis.**

Der Vortragende zeichnete zunächst in kurzen Strichen die Entwicklung der Vererbungswissenschaft seit der Wiederentdeckung Mendels im Jahre 1900, wies auf die zukünftigen Aufgaben der theoretischen Forschung hin und ging dann auf das Gebiet der angewandten Vererbungswissenschaft über. Zweifellos ist die Vererbungswissenschaft in der Praxis noch eine bedeutende Rolle zu spielen berufen. Die Pflanzenzüchter machen sich die Ergebnisse der mendelistischen Forschung bereits von Jahr zu Jahr in steigendem Maße zunutze. Fast alle unsere Kulturpflanzen, wie die Getreidearten, unsere Obstsorten, Reben, Blumen und Gemüse können auf dem von Mendel gewiesenen Wege noch weitgehend verbessert werden. So dürfte

sich für unsere Getreidearten eine etwa 30—40%ige Steigerung des Durchschnittsertrages erreichen lassen. Es bedarf keiner weiteren Ausführungen, was eine derartige Steigerung für unsere Volkswirtschaft bedeutet. In ähnlicher Weise wird auch die Tierzüchtung die Ergebnisse der Vererbungswissenschaft nutzbringend verwerten können, wenn sie auch infolge der Ungunst ihrer Objekte mit weit größeren Schwierigkeiten zu kämpfen hat als die Pflanzenzüchtung. Schließlich behandelte der Vortragende noch die Bedeutung der Vererbungswissenschaft für die Medizin und die Rassenhygiene und gab der Hoffnung Ausdruck, daß den rassenhygienischen Bestrebungen in Zukunft auch von staatlicher Seite rege Förderung zuteil werden möge.

3. Sitzung.

Die Verhandlungen am Vormittag des zweiten Tages wurden um 9¹/₂ Uhr durch den Vorsitzenden der Gesellschaft mit der

Geschäftssitzung

eröffnet. Der Vorsitzende gedenkt zunächst der im vergangenen Jahre verstorbenen Mitglieder der Gesellschaft. Am 22. Dezember 1921 starb im Alter von 72 Jahren der Geheime Regierungsrat Professor Dr. C. Lehmann, ordentlicher Professor der Tierzucht an der Landwirtschaftlichen Hochschule Berlin, am 7. Februar 1922 verschied Professor Dr. A. Schulz, Privatdozent der Botanik an der Universität Halle a. S. Die Versammlung ehrt das Gedächtnis an die Verstorbenen durch Erheben von den Plätzen.

Sodann erhält der Schrift- und Kassenführer das Wort zu seinem Geschäfts- und Rechenschaftsbericht.

Die Entwicklung der Gesellschaft im ersten Jahre ihres Bestehens ist sehr befriedigend. Mit rund 200 Mitgliedern wurde die Gesellschaft am 3. August 1921 gegründet. Heute beläuft sich die Mitgliederzahl auf 288, und man darf wohl hoffen, daß das dritte Hundert im Laufe der Tagung nicht nur erreicht, sondern noch weit überschritten wird. Besonders sei hervorgehoben, daß die Gesellschaft auch bereits eine große Zahl ausländischer Genetiker zu ihren Mitgliedern zählen kann.

Außer den Jahresversammlungen sind Zusammenkünfte der Gesellschaft nicht vorgesehen, doch veranstalteten die Berliner Mitglieder im vergangenen Jahre zwei Sitzungen aus besonderen Anlässen. Am 23. Februar 1923 hielten die Berliner Mitglieder eine Sondersitzung ab zu Ehren von Professor H. Nilsson-Ehle-Lund, der zu einigen Vorlesungen an der Landwirtschaftlichen Hochschule in Berlin weilte. Herr Nilsson-Ehle selbst hielt einen Vortrag über Komplexmutationen beim Weizen. Außerdem sprachen die Herren Baur über eine Serie unilokaler Faktoren bei *Antirrhinum*, Goldschmidt über Mutation von Genquantitäten und Poll über die Gestaltstheorie in der Erblehre. Am 21. Juli 1922, dem Vorabend des 100. Geburtstages Gregor Mendels, hatten die Berliner Mitglieder einen größeren Kreis zu einer Mendelfeier in den Hörsaal des Anatomisch-Biologischen Instituts der

Universität eingeladen. Die Festvorträge hielten Herr Correns über Mendels Leben und sein Wirken und Herr Nachtsheim über die Entwicklung des Mendelismus seit 1900, ein Rückblick und Ausblick.

Der Kassenbestand war am 1. Januar 1922 2269,95 Mk.

An Beiträgen und Spenden gingen vom 1. Januar bis

15. September 1922 ein 13630,95 „
 15900,90 Mk.

Die Ausgaben betrugen vom 1. Januar bis 15. Sept. 1922 4221,80 Mk.

Kassenbestand am 15. September 1922 11679,10 Mk.

Dazu kommen noch in fremder Währung: $7\frac{1}{2}$ holländische Gulden, 5 Schweizer Franken und 40 tschechische Kronen. Ein geringer Teil der Beiträge für das Jahr 1922 steht noch aus.

Die fortschreitende Entwertung der Mark hat ein rapides Steigen der Ausgaben (für den Jahresbericht, Vorbereitung der Jahresversammlung, Porto usw.) zur Folge, und so reichen die im vorigen Jahre festgesetzten Mitgliedsbeiträge zur Bestreitung der Unkosten nicht mehr aus, wenigstens müssen die Beiträge für die inländischen Mitglieder stark erhöht werden. Der Vorstand schlägt vor, § 3 der Satzungen in folgender Weise abzuändern:

§ 3. Der Jahresbeitrag beträgt für Reichsdeutsche 50 Mark, für Deutsch-Österreicher 1000 Kronen, für Angehörige anderer Staaten 5 Schweizer Franken, mit Ausnahme der Angehörigen valutaschwacher Länder, die einen Jahresbeitrag zahlen, der mindestens dem Werte von 50 Mark entspricht.

Sollte im Laufe des nächsten Jahres eine weitere starke Verschiebung der valutarischen Verhältnisse eintreten, so steht dem Vorstand das Recht zu, die Beiträge entsprechend zu erhöhen¹⁾.

Widerspruch erhebt sich gegen diese Satzungsänderung nicht, § 3 wird in der neuen Fassung einstimmig angenommen.

Zur Prüfung der Kasse werden auf Vorschlag des Vorsitzenden die Herren Just-Berlin-Dahlem und Storch-Wien als Rechnungsprüfer ernannt. Dem Kassenführer wird für den Fall, daß die Kasse richtig befunden wird, bereits im vorhinein Entlastung erteilt und durch den Vorsitzenden der Dank der Gesellschaft ausgesprochen.

Es wird nunmehr zur Wahl des nächstjährigen Versammlungsortes und zur Neuwahl des Vorstandes geschritten. Als Ort der Tagung im Jahre 1923 schlägt der Vorstand München vor und als Vorsitzenden der Gesellschaft für das nächste Jahr Geheimrat Professor Dr. R. v. Hertwig. Beide Vorschläge finden allseitige Zustimmung, und als nach einstimmig erfolgter Wahl Geheimrat v. Hertwig sich bereit erklärt, das Amt des ersten Vor-

¹⁾ Der Vorstand sieht sich leider gezwungen, von diesem Recht Gebrauch zu machen. Siehe S. 330 dieses Berichtes.

sitzenden für das nächste Jahr anzunehmen, dankt ihm die Versammlung durch lange anhaltenden Beifall. Stellvertretender Vorsitzender ist satzungsgemäß der Vorsitzende des vorhergehenden Jahres, im Jahre 1923 also Hofrat Professor Dr. R. Wettstein. Als Schrift- und Kassensführer wird wiedergewählt Privatdozent Dr. H. Nachtsheim. Auch er nimmt die Wahl an.

Zwei dem Vorstand zugegangene Anträge, betreffend Abhaltung der Jahresversammlung nur alle zwei Jahre (Antrag Winkler) und betreffend Förderung der rassenhygienischen Bestrebungen durch die Gesellschaft (Antrag Brezina und Lebzelter) werden auf Vorschlag des Vorsitzenden dem Vorstand zur weiteren Beratung überlassen. Eventuell soll auf der nächsten jährigen Tagung darüber verhandelt werden.

Damit war die Tagesordnung der Geschäftssitzung erledigt, und um 9³⁵ Uhr eröffnete der Vorsitzende die wissenschaftliche Sitzung, für die er den Vorsitz unter Zustimmung der Versammlung Herrn Baur-Berlin übertrug. Dieser erteilte als erstem Vortragenden das Wort Herrn Witschi.

Herr E. Witschi-Basel: Experimente mit Froschzwittern.

Im Frühjahr 1922 wurden ca. 500 laichreife Frösche aus verschiedenen mitteleuropäischen Gegenden zwischen Davos und Riga untersucht. Es fanden sich darunter zwei Hermaphroditen mit vorwiegend weiblichem Habitus. Der erste hatte beiderseits Ovotestes; er kopulierte nur vorübergehend und erfolglos mit einem Männchen. Ein zerzupftes Stück eines Hodens wurde für die künstliche Besamung von Eiern eines Davoser Weibchens verwendet. Der zweite hatte nur rechts eine kleine Hodeneinsprengung. Er kopulierte normal wie ein Weibchen und der Follikelsprung erfolgte in typischer Weise. Bei diesem Tier gelangen sowohl die künstliche Selbstbefruchtung, als auch die Kombination mit normalen Davoser Männchen und Weibchen. Es konnte also das klassische *Bryonia*-Experiment Correns' mit *Rana* wiederholt werden. Diesen zweiten Hermaphroditen bezeichnen wir mit H, wenn er als Weibchen, mit h, wenn er als Männchen kombiniert wird. Das Davoser Weibchen dieser Serie bezeichnen wir mit D, das Davoser Männchen mit d.

Die Davoser ergaben unter sich Weibchen und Männchen in gleicher Zahl:

$$\text{Davos } \text{♀} \times \text{Davos } \text{♂}.$$

$$\text{Dd: } 128 \text{ ♀} + 127 \text{ ♂} + 1 \text{ lat. Herm.}$$

Eines der beiden Geschlechter, das Männchen oder das Weibchen ist demnach heterogametisch.

Die Eier des Davoser Weibchens mit Spermien des Hermaphroditen besamt ergaben lauter Weibchen.

$$\text{Davos } \text{♀} \times \text{Hermaphrodit als } \text{♂}.$$

$$\text{Dh: } 182 \text{ ♀}.$$

Demnach erscheinen diese beiden Tiere als homogametisch und das Davoser Männchen muß heterogametisch sein. Die Probe darauf ergibt seine Kombination mit dem Hermaphroditen:

Hermaphrodit als ♀ × Davos ♂.

Hd = 132 ♀ + 135 ♂.

Das Resultat stimmt mit den Erwartungen überein. Es ist damit bewiesen, daß das Weibchen der Davoser Rasse homogamet, das Männchen heterogamet ist.

Um den Ring dieser Serie zu schließen, sei auch das Ergebnis der Selbstbefruchtung mitgeteilt. Es wurden zu diesem Versuch 557 Eier verwendet.

Die Verluste durch Sterblichkeit und Verkrüppelung betrugen 91% (in den drei anderen Kombinationen durchschnittlich nur 7%). Das Geschlecht wurde bestimmt von 43 Fröschen und 3 Larven:

Hermaphrodit geselbstet.

Hh: 45 ♀ + 1 ♂.

Der Hermaphrodit, der hier auftritt, ist ein typisches Umwandlungstier und offenbar zum Teil auf Rechnung uteriner Überreife zu setzen.

Die starke Verbreitung des Zwittertums bei *Batrachium* läßt vermuten, es sei irgendwie konstitutionell bedingt. Wäre vollkommene Analogie mit *Bryonia* vorhanden, so müßte das Selbstbefruchtungsexperiment 100% Zwitter liefern. Unser Resultat scheint dem zu widersprechen; aber es ist zu bedenken, daß die simultane nicht die einzige Form des Hermaphroditismus ist und daß gerade die Froschzwitter stets dem protogynen Typus angehören. Da die Selbstbefruchtungstiere nicht dauernd am Leben erhalten werden konnten, so führt hier die direkte Analyse nicht weiter.

Dagegen besteht noch die Möglichkeit der Analyse der Lokalrasse, welcher die Zwitter angehören. Sie stammen nämlich beide von der selben Lokalität bei Freiburg, von wo ungefähr 50 Tiere zur Untersuchung gelangten. Im Unterschied zu den Davosern sind die Freiburger dem undifferenzierten Typus zugehörig. Ein Freiburger Pärchen lieferte 83% ♀ und 17% ♂, letztere mit überwiegend weiblichem Charakter. Ein zweites Freiburger Männchen ergab mit einem Elsässer Weibchen 100% weibliche Nachkommen.

Wenn es nach den ersten Versuchen scheinen wollte, die Hermaphroditen seien genetische Weibchen, so sehen wir sie jetzt ebensosehr in die Nähe der Männchen der undifferenzierten Freiburger Rasse gerückt.

Wir kommen also hier wiederum auf das Problem der Lokalrassen zurück, das an dieser Stelle vor einem Jahre schon erörtert wurde. Von der damals gewonnenen Grundlage aus führt die weitere Analyse der Zwitterfälle zu folgenden Ergebnissen: 1. Die beiden Freiburger Zwitter gehören dem undifferenzierten Rasstypus an. 2. Der selbstbefruchtende (Hh) ist genetisch ein Weibchen. 3. Das konstitutionelle Geschlecht des anderen

kann nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Man wird jedoch geneigt sein, per analogiam auf eine gleichartige Konstitution aller Adulthermaphroditen zu schließen.

Diese Untersuchungen führen zum Schluß, daß der Juvenil- und der Adulthermaphroditismus der undifferenzierten Froschrassen Rudimente eines früher allgemeinen protogynen Hermaphroditismus sind. Die Juvenilhermaphroditen sind in der Regel genetische Männchen mit einem Rest der weiblichen (ersten) Phase. Die Adulthermaphroditen dagegen sind genetische Weibchen mit dem Rudiment der männlichen (zweiten) Phase. (Eine ausführlichere Darstellung der Versuche erfolgt im Biologischen Zentralblatt.)

Zur Diskussion sprachen die Herren R. Hertwig-München, Goldschmidt-Berlin-Dahlem und der Vortragende.

Herr O. L. Mohr-Kristiania: Das Deficiency-Phänomen bei *Drosophila melanogaster*.

Der Begriff Deficiency, Mangel, wurde von Bridges in die genetische Terminologie eingeführt, um einen Verlust oder eine totale Inaktivierung einer ganzen, meßbaren Chromosomenregion zu bezeichnen. Die Annahme eines solchen Verlusts würde ein ganzes Aggregat genetischer Ausnahmserscheinungen erklären, das in Verbindung mit dem unerwarteten Verschwinden des dominanten, geschlechtsgebundenen Merkmals Bar (Bandäugig) auftrat, nämlich: haploide Manifestation (Pseudodominanz) des benachbarten rezessiven Genes forked (gegabelte Borsten), Unterdrückung des Faktorenaustausches innerhalb der entsprechenden und angrenzenden Chromosomenregion und rezessive Lethalwirkung.

Der Fall, welcher den Gegenstand der Mitteilung und den Ausgangspunkt der Diskussion des Deficiency-Problems bildete, umfaßt dieselben fundamentalen Ausnahmserscheinungen wie Bandäugig-Deficiency, ist aber außerdem von wichtigen, neuen, genetischen Phänomenen begleitet.

Der Vortragende fand, als er im Jahre 1918 im Laboratorium Dr. T. H. Morgans arbeitete, eine neue Mutation, Notch 8, die ein dominierendes Merkmalskomplex darbot (gekerbte Flügel, Verdickungen der Flügeladern, Unregelmäßigkeiten der thorakalen Haarreihen und inkonstante Verdoppelung der vorderen skutellaren Borsten). Die Mutation war geschlechtsgebunden und hatte eine rezessive Lethalwirkung, d. h. das Notch 8-Merkmal existiert nur in den heterozygoten Weibchen, Notch 8-Männchen sterben ohne Ausnahme. Notch 8-Weibchen geben folglich immer wilde Weibchen, Notch 8-Weibchen, wilde Männchen und Notch 8-Männchen im Verhältnis 1:1:1:0, also ein Geschlechtsverhältnis von 2:1.

Die erwähnten somatischen und genetischen Sonderzüge machten es wahrscheinlich, daß wir es mit einem Neuauftreten der dominanten geschlechtsgebundenen Mutation Notch (gekerbte Flügel) zu tun hatten, eine Mutation,

die vorher schon sieben Male beobachtet worden war und deren Gen bei Punkt 3,0 im X-Chromosom lokalisiert war.

Wenn Notch 8-Weibchen zu Männchen, die das geschlechtsgebundene eosin-Gen (eosin Augenfarbe, Allelomorph von white, weiße Augenfarbe; bei 1,5) gekreuzt wurden, hatte diese Kreuzung einen völlig unerwarteten Ausfall. Sämtliche F_1 -Notch 8 Töchter hatten eosinfarbene Augen, trotzdem sie für das streng rezessive eosin-Gen nur heterozygot waren!

Sie verhielten sich also ganz wie eosin-Männchen, die somatisch eosin sind, obwohl sie das rezessive eosin-Gen nur in haploidem Zustand tragen, weil dem Y-Chromosom das normale Allelomorph fehlt. Das Notch 8-X verhielt sich also, als wäre das normale Allelomorph von eosin gelähmt oder verloren gegangen.

Die Möglichkeit, daß wir es mit einem neuen Deficiency-Fall zu tun hatten, lag nahe, besonders, wenn man sich erinnert, daß die Veränderung des Notch 8-X-Chromosoms sich als lethal für die Männchen gezeigt hatte. Es wäre denkbar, daß auch das dominante Merkmal Notch als die Wirkung einer Deficiency im X-Chromosom aufzufassen wäre. In diesem Falle wäre es zu erwarten, daß das gelähmte oder fehlende Stück des X-Chromosoms wenigstens eine Ausdehnung von eosin (1,5) bis zum alten Notch-Punkt (3) hatte, und rezessive Gene, die innerhalb dieser Strecke lokalisiert sind, würden, ganz wie eosin, Pseudo-Dominanz zeigen. Durch haploide Probe mit anderen rezessiven Genen, die rechts oder links von der erwähnten Region liegen, konnte festgestellt werden, ob auch andere Punkte in das affizierte Chromosomenstück miteinbezogen waren, wodurch ein vorläufiges Maß der Deficiency-Region erhalten wird.

Die Versuche bestätigten die Richtigkeit der Hypothese. Die rezessiven Gene weiß, die neun Allelomorphen von weiß (Augenfarben; sämtlich bei 1,5) und facet (Fazettenauge; bei 2,7) manifestierten sich alle in heterozygotem Zustand in den Notch 8-Weibchen, während keine der anderen rezessiven Gene die Spur einer Wirkung zeigten. Das rezessive Gen am nächsten links von weiß ist prune (bei 0,8), das nächstliegende rechts ist echinus (bei 5,5). Es konnte folglich geschlossen werden, daß die veränderte Region kürzer als 4,7 (d. h. 5,5 — 0,8) Einheiten war, und daß das genetische Material in den übrigen Teilen des X-Chromosoms, das linke Ende miteinbefaßt, intakt war.

Die Untersuchung der F_1 -Notch 8-Weibchen, welche heterozygot für eines der eingeschlossenen Gene (weiß, Weiß-Allelomorphen, facet) waren, brachte eine überraschende und bedeutungsvolle neue Tatsache zutage. Das entsprechende Merkmal zeigte in heterozygotem Zustand in den Notch 8-Weibchen eine deutliche Verstärkung. Das Merkmal war mehr ausgesprochen als in den gewöhnlichen homozygoten Fliegen. Dasselbe gilt auch für das unvollständig dominierende Gen Abnormal (Anormales Abdomen). Dies Gen liegt bei 3,1, ein Punkt, der, wie später durch Austauschversuche gezeigt werden konnte, auch innerhalb der affizierten Region liegt. Die Deficiency

übt also eine verstärkende Wirkung auf alle eingeschlossenen Gene aus, ein Phänomen, das in einer vorläufigen Mitteilung Exaggeration, Verstärkung, genannt wurde.

Mit Hinsicht auf den Weiß-Allelomorphen war diese Wirkung ganz analog — nur ein wenig stärker — als die entsprechende Wirkung, welche das Gen weiß selbst auf die Weiß-Allelomorphen ausübt.

Es ist bekannt, daß das Gen Weiß auch in heterozygotem Zustand eine verdünnende Wirkung auf die hellen mutanten Augenfarben ausübt, wenn diese gleichzeitig homozygot vorhanden sind, gleichgültig, in welchem Chromosom das entsprechende Gen lokalisiert ist. Es ließ sich feststellen, daß die Deficiency-Notch 8 eine ganz ähnliche Wirkung auf die hellen Augenfärbungen ausübt, nur ist diese Wirkung auch hier ein ganz wenig stärker.

Die Deficiency-Notch 8 wirkt m. a. W. in jeder Hinsicht als ein Ultra-Weiß-Gen.

Zwei andere Notch-Mutationen, die später von Bridges gefunden worden sind, wurden geprüft. Ihre Deficiency-Natur ließ sich feststellen, aber das affizierte Stück des X-Chromosoms hatte in keinem der beiden Fälle eine Ausdehnung nach links, die auch den Punkt des Weiß-Gens umfaßte. Diese Deficiency-Fälle übten keine Wirkung auf das Weiß-Gen, die Weiß-Allelomorphen oder auf nichteingeschlossene helle Augenfarbe-Gene aus. Die genetische Basis der Ultra-Weiß-Wirkung der Notch 8-Deficiency muß folglich lokalisiert sein, die Modifikationen sind durch die Veränderung, welche in dem Punkt des Genes Weiß eingetreten ist, verursacht.

In somatischer Hinsicht sind die beiden letztgenannten Fälle der Notch 8-Mutation ganz ähnlich. Der dominierende Merkmalskomplex Notch kann folglich auch nicht von der Deficiency als ganzes verursacht werden, es muß die Folge lokaler Veränderungen sein, die rechts von dem Punkte des Gens Weiß liegen.

Es war recht schwierig, die beiden neuentdeckten Wirkungen der Deficiency, nämlich dominante Merkmalsveränderungen und Exaggeration, mit der Verluſthypothese in Einklang zu bringen. Und die Zweifel wurden gesteigert, als es sich zeigte, daß eine Reihe mutanter Merkmale, die durch die Deficiency-Notch 8 deutlich verändert werden, durch den totalen Verlust des ganzen X-Chromosoms nicht beeinflußt werden. Dies ließ sich feststellen durch Untersuchung steriler XO-Männchen, welche durch Non-disjunction erhalten wurden und deren einziges X-Chromosom ein Weiß-Allelomorph, das Fazettenauge-Gen, das Gen Anormales Abdomen oder nichteingeschlossene helle Augenfarbengene enthielt.

Dies schien so sonderbar, daß eine andere Erklärungsmöglichkeit, nämlich die Annahme einer Segmentmutation („Kettenmutation“) in dem betreffenden Teil des X-Chromosoms in den Vordergrund trat, eine Mutation, welche im Gegensatz zu den gewöhnlichen Punktmutationen als eine gleich-

zeitige Mutation sämtlicher Punkte einer ganzen Kette aneinandergrenzender Gene aufzufassen wäre. Diese Möglichkeit wurde eingehend diskutiert, und verschiedene Erfahrungen, die diese Auffassung zu unterstützen schienen, u. a. auch Bridges' sog. Vermilion-Deficiency-Fall, wurden erwähnt.

Um womöglich zu einer Entscheidung zwischen den beiden Erklärungsmöglichkeiten zu gelangen, wurden Austauschversuche in sehr großem Maßstabe ausgeführt. Die Hauptresultate dieser Versuche wurden in Tabellen referiert. Es ließ sich endgültig beweisen, daß crossing-over innerhalb der affizierten Region absolut eliminiert und nicht nur herabgesetzt ist. Die Deficiency hat eine Ausdehnung von 3,8 Einheiten und nimmt die Chromosomenstrecke von unmittelbar links vom Punkte des Genes Weiß (1,5) bis 0,2 Einheiten links vom Gene echinus (5,5) ein. Die Deficiency ruft keine bemerkbare Störung des crossing-over-Mechanismus in anderen Teilen des X-Chromosoms, also außerhalb der defekten Region, hervor. Non-disjunction war in den Versuchen von normaler Häufigkeit. Die Veränderung ruft also auch keine Störung des normalen Spaltungsprozesses hervor.

Um womöglich die reine (nicht nur die heterozygote) Wirkung der Deficiency Notch zu untersuchen, wurden Notch-Gynandromorphen studiert. Es zeigte sich aber, daß keine der bekannten Notch-Gynandromorphen im männlichen Teil das Notch X enthielten. Die Deficiency wirkt also in reinem Zustand offenbar absolut lethal, selbst wenn dieser Zustand nur in einem kleinen Teil des Tieres vorhanden ist.

Das Resultat der zytologischen Untersuchung zahlreicher Äquatorialplatten von Ovogonien der Notch 8-Weibchen wurde in Lichtbildern und durch Demonstration der Präparate vorgeführt. Man bekommt durch vergleichende Untersuchung den Eindruck, daß eine gewisse Asymmetrie zwischen den beiden zentral gerichteten Enden der X-Chromosomen vorhanden ist; eine Fragmentierung des einen X-Chromosoms ist nicht vorhanden. Bei der Kleinigkeit der Chromosomen wagt man es nur mit Vorbehalten, die erwähnte Asymmetrie in Beziehung zu der genetischen Veränderung des einen X-Chromosoms zu bringen und das X, welches ein zugespitztes oder mit einer kleinen Kontraktion versehenes zentrales Ende zu haben scheint, als das, welches die Deficiency trägt, zu betrachten.

Die Möglichkeit zu einer endgültigen Entscheidung zwischen der Verlust- und der Kettenmutationstheorie lag erst vor, als Bridges kürzlich die Non-disjunction des kleinen vierten Chromosoms entdeckte. Die Deficiency des einen Mitglieds des vierten Chromosomenpaares ließ sich hier zytologisch feststellen. Dieser Verlust des vierten Chromosoms war von allen den referierten fundamentalen Deficiency-Phänomenen begleitet, darunter auch dominante Merkmalsveränderungen und typische Exaggeration der eingeschlossenen Gene, Begleiterscheinungen, welche früher nur vom Notch 8-Fall bekannt waren. Der absolute Parallelismus zwischen diesen beiden Fällen in einer ganzen Reihe fundamentaler Beziehungen muß meinen, daß die

dahinterliegende Chromosomenveränderung in beiden Fällen analog ist, daß m. a. W. die Deficiency Notch 8 in einem wirklichen Verlust oder totaler Inaktivierung eines Chromosomensegments bedingt ist.

Einzelne der allgemeinen Schlußfolgerungen wurden diskutiert. In einer vorläufigen Mitteilung war darauf hingewiesen worden, daß die homozygote Lethalität zahlreicher dominanter *Drosophila*-Mutationen sich vielleicht dadurch erklären ließ, daß einzelne dieser dominanten Mutationen Deficiency-Fälle sind. Dies bestätigte sich, als Bridges die Non-disjunction des vierten Chromosoms entdeckte. Diese Deficiency des ganzen vierten Chromosoms ruft ein dominantes Merkmalskomplex mit homozygoter Lethalität hervor.

Der Verlust einer Chromosomenregion kann dominante Merkmalsveränderungen (das Notch-Merkmal) hervorrufen, der Verlust eines Einzelpunktes (des Punktes Weiß) kann eine Wirkung haben, die ganz analog derjenigen ist, welche ein mutiertes Gen in demselben Punkte hat (die Ultra-Weiß-Wirkung). Dies meint selbstverständlich nicht, daß die Punkt-Mutationen als solche Verlustmutationen sind. Gerade im Punkte des Genes Weiß kennen wir neun verschiedene Mutationen, welche eine Serie von verschiedenen Augenfarben bedingen. Der Verlust des Punktes aber gibt die Ultra-Weiß-Wirkung.

Eine ganze Reihe von — somatisch wie genetisch — sehr verschiedenen Genen (weiß, weiß-Allelformen; facet, Abnormal) waren von der Deficiency Notch 8 in einer Weise beeinflusst, welche sie in eine Sonderstellung unter allen anderen Genen brachte. Nur in einer Hinsicht sind diese Gene von anderen Genen verschieden: Auf Grund früherer und ganz unabhängiger Austauschversuche war festgestellt worden, daß sie eine zusammenhängende Reihe aneinandergrenzender Gene in einer besonderen, meßbaren Region des X-Chromosoms bildeten. Dies Zusammentreffen bietet einen überzeugenden Beweis für die Richtigkeit der Theorie der linearen Genenanordnung und für die Realität der Chromosomenkarte.

An der Diskussion beteiligten sich die Herren Nilsson-Ehle-Lund und Nachtsheim-Berlin.

Herr G. Bonnier-Stockholm: Über die Realisierung verschiedener Geschlechtsverhältnisse bei *Drosophila melanogaster*.

Bei *Drosophila* bekommt man im allgemeinen ebensoviele Männchen als Weibchen, was bekanntlich darauf beruht, daß die Weibchen zwei X-Chromosomen, die Männchen dagegen ein X- und ein Y-Chromosom besitzen. Dies ergibt zwei verschiedene Kombinationen von gleicher Möglichkeit: X mit X oder X mit Y, und aus der ersten Kombination entstehen Weibchen, aus der zweiten Männchen. Man findet aber ziemlich häufig Weibchen, die doppelt so viele Töchter als Söhne bekommen. Diese Tatsache hat Morgan schon mehrere Jahre her so erklärt, daß die Weibchen heterozygot in bezug

auf einen sogenannten Lethalfaktor sind, woraus folgt, daß die Hälfte der männlichen Zygoten stirbt vor Erreichung des Imagostadiums.

Bei Weibchen mit zwei Lethalfaktoren in demselben X-Chromosom sterben unter ihren Söhnen nicht nur diejenigen, die das ganze lethaltragende Chromosom vererbt haben, sondern auch alle crossover zwischen den beiden Lethalitäten. Nehmen wir also an, daß die Lethalfaktoren p Einheiten weit voneinander entfernt sind, so überleben von den männlichen Zygoten nur $\frac{100-p}{2}\%$, von den weiblichen Zygoten dagegen alle. Daraus folgt, daß wir ein Geschlechtsverhältnis von $\frac{200}{100-p} : 1$ erwarten sollen. In einem Experiment, wo die Weibchen zwei Lethalitäten in einer Distanz von 8,9 Einheiten in demselben X-Chromosom trugen — was das theoretische Geschlechtsverhältnis 2,2 : 1 ergibt —, hat der Votr. 7545 Weibchen und 3412 Männchen bekommen, das ist ein wirklich gefundenes Geschlechtsverhältnis von 2,21 : 1.

Besitzen die Weibchen einen Lethalfaktor in jedem von den beiden Geschlechtschromosomen, so sterben alle männlichen Zygoten mit Ausnahme von den Crossovers, und man bekommt also ein sehr großes Geschlechtsverhältnis, welches aber nicht reproduzierbar ist, weil die Männchen die geschlechtschromosomgekoppelten Lethalfaktoren nicht überführen können. Wenn aber die Weibchen sogenannte XXY-Weibchen sind, das heißt, wenn sie zwei X- und dazu ein extra Y-Chromosom besitzen, und wenn wir ferner die Annahme machen, daß sie einen Lethalfaktor in jedem X-Chromosom tragen, dann kann man das große Geschlechtsverhältnis reproduzieren. Der Votr. besitzt solche Kulturen, wo er bis jetzt 1014 Weibchen und 120 Männchen bekommen hat.

Es ist zu beachten, daß die Lethalfaktoren allerdings nur die männlichen Zygoten zum Sterben bringen können. Das hängt aber nicht davon ab, daß die Lethalfaktoren für die männlichen gefährlicher als für die weiblichen Zygoten sind, sondern nur davon, daß es unmöglich ist, homozygote Weibchen zu bekommen.

Neuerdings ist aber ein geschlechtschromosomgekoppelter Lethalfaktor durch Mutation entstanden, der die Männchen intakt läßt und nur die homozygoten Weibchen tötet. Dadurch ist es möglich, das entgegengesetzte Geschlechtsverhältnis 1 ♀ : 2 ♂ zu realisieren. Bis jetzt hat der Votr. 397 Weibchen und 816 Männchen bekommen. Es ist noch nicht entschieden, ob der neue Lethalfaktor absolut oder nur semilethal ist. Es bleibt auch übrig festzustellen, ob er die Männchen vollkommen intakt läßt.

Herr H. Federley-Helsingfors: Über polymere Faktoren bei Lepidopteren.

Seit der Neuentdeckung der Mendelschen Regel dürfte wohl der Nachweis des Vorkommens von polymeren Faktoren als die wichtigste Er-

rungenschaft der Vererbungswissenschaft betrachtet werden. Ihrer Bedeutung gemäß treten die polymeren Faktoren immer mehr und mehr in den Vordergrund der mendelistischen Forschung, und das Gebiet ihrer Wirksamkeit erweitert sich fortwährend. Ganz besonders scheint die Art der Verteilung der Pigmentierung bei schreckigen Tieren von polymeren Faktoren abhängig zu sein. Wir kennen schon eine große Anzahl solcher Beispiele bei sehr verschiedenen Gruppen.

Einen ganz besonders schönen Fall bietet uns die Faltergruppe *Spilosoma lubricipeda-intermedia-zatima*. Diese Falter sind schon längst von den Entomologen gekreuzt und gezüchtet worden, jedoch ohne daß ihre genetischen Beziehungen zueinander klargelegt werden konnten. Diese sind jedoch sehr einfach, indem hier ein Fall von Monohybridismus vorliegt. *Lubr.* ist die rezessive Form; sie besitzt nur vereinzelte kleine schwarze Flecke. *Interm.* ist die heterozygotische Form; sie besitzt den Schwarzfärbung hervorrufenden Faktor **Z** einfach und zeigt demzufolge gewisse Flügelteile geschwärzt. *Zat.* schließlich ist die dominant homozygotische Form in bezug auf den Faktor **Z** und ist stark melanistisch.

Soweit sind die Verhältnisse sehr einfach und vollständig klargelegt. Aber die Verbreitung der schwarzen Zeichnungselemente ist außerdem bei allen drei Formen in hohem Grade von der Wirkung polymerer Faktoren abhängig. Am wenigsten auffallend ist diese Wirkung bei den *lubr.*-Formen. Zwar sind die extremsten Typen dieser Form fast einfarbig gelb ohne schwarze Flecke. Die Mehrzahl besitzt jedoch mehr oder weniger scharf hervortretende schwarze Punkte von verschiedener Größe. Am kräftigsten ist die modifizierende Wirkung der polymeren Faktoren auf die Heterozygoten. Bei diesen findet man eine Formenserie von fast einfarbigen Tieren durch alle Übergangsstufen zu solchen, die mit Ausnahme eines gelben Wurzelfleckes an dem Vorderflügel schwarz sind. Auch die homozygoten *zat.*-Falter werden von den polymeren Faktoren kräftig beeinflusst. Man findet Formen, die nur ganz geringe Spuren des Melanismus aufweisen, und fast einfarbig schwarze Tiere sowie alle Übergänge zwischen diesen Extremen.

Durch verschiedene Kreuzungsversuche ist es natürlich möglich, die polymeren Faktoren zu analysieren. Dies ist auch geschehen, und überall sind die erhaltenen Resultate die theoretisch zu erwartenden. Wir brauchen also nicht die Richtigkeit der gegebenen Erklärung der unendlich zahlreichen Übergangsformen zu bezweifeln. Dennoch ist es bis jetzt ebensowenig in diesem wie in irgend einem anderen Fall bei einem allogamen Organismus gelungen, eine vollständig befriedigende exakte Analyse der polymeren Faktoren zu geben.

Ähnliche Polymerieverhältnisse scheinen bei Schmetterlingen keine Seltenheit zu sein, und ganz besonders häufig dürften sie gerade bei den Arctiiden vorkommen. Ihr Nachweis ist nicht ohne Bedeutung, da gerade

die Lepidopteren als Versuchstiere zur Lösung wichtiger biologischer Probleme theoretischer Art öfter benutzt wurden. Wenn nämlich die Polymerie eine häufige Erscheinung ist, so folgt hieraus, daß die häufigste oder typische Form einer Art in bezug auf die polymeren Faktoren heterozygotisch sein muß, daß die vereinzelt auftretenden sog. Aberrationen dagegen seltene Kombinationen sind, in denen fast alle polymeren Faktoren entweder rezessiv oder dominant homozygotisch vorhanden sind.

Der positive Erfolg von Selektionsversuchen ist nur als ein Resultat von Anhäufung oder Eliminierung modifizierender polymerer Faktoren aufzufassen, nicht dagegen als eine Veränderung der Gene selbst, wie noch vor kurzem geschah. Ebenso sind die Versuche, die Vererbung erworbener Eigenschaften zu beweisen, wertlos, wenn die Versuchstiere nicht vorher in bezug auf die Polymerie exakt analysiert sind. Die bekannten Temperaturexperimente Fischers an *Arctia caja*, die immer wieder von den Lamarckisten als beweisend dargestellt werden, sind mit großer Wahrscheinlichkeit nur das Resultat einer Selektion gewisser Kombinationen von polymeren Faktoren, denn gerade die benutzte Art besitzt eine große Anzahl polymerer Faktoren, die die Verbreitung des dunklen Pigments beeinflusst.

Herr J. Seiler-Schlederlohe: Die Parthenogenese der Psychiden.

Als Konsequenz unserer Vorstellung vom Wesen und der Bedeutung der beiden Reifeteilungen in den Keimzellen der bisexuell sich fortpflanzenden Tier- und Pflanzenformen haben wir bei rein parthenogenetischer Vermehrung nur eine Reifeteilung zu erwarten. Zwei Reifeteilungen wurden aber verschiedentlich beobachtet (Schleip, Brauer usw.): zwei Reifeteilungen besitzen auch die untersuchten Psychiden *Solenobia triquetrella* F. R. und *Solenobia pineti* Z. Diese auf den ersten Blick verblüffende und verwirrende Tatsache fand ihre Klärung durch die Ergebnisse der Untersuchung des ganzen Chromosomenzyklus beider Formen.

In den jungen Oozyten von *triquetrella* und *pineti* verlaufen die synaptischen Phänomene in genau der gleichen Weise wie im jungen Ei der bisexuellen Formen. Dementsprechend finden wir in den Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung im parthenogenetischen Ei die haploide Chromosomenzahl, die bei den Solenobien 30 beträgt. Noch vor der Anaphase aber spaltet jedes Äquatorialplattenchromosom auf in zwei Teilstücke, zwei Paarlinge, die in einer Dyade beieinander liegen bleiben. Wir erhalten damit also die diploide Chromosomenzahl 60. Nun folgt die erste Reifeteilung, in welcher alle 60 Chromosomen äqual geteilt werden; dasselbe geschieht in der zweiten Reifeteilung, und die ersten Furchungskerne erhalten somit (das gilt allerdings nur für *triquetrella*) die diploide Chromosomenzahl. Frühestens nach der zweiten Furchungsteilung findet nun bei *triquetrella* zwischen je zwei Furchungskernen eine Verschmelzung statt; dadurch erhalten wir die

tetraploide Chromosomenzahl 120, mit der die ganze übrige Entwicklung durchlaufen wird.

Die Deutung dieser Chromosomenverhältnisse ist einfach: die eine Reifeteilung entspricht der üblichen Äquationsteilung, die andere Reifeteilung macht gleichsam die Kernverschmelzung zu Beginn der Furchung wieder rückgängig, reduziert den tetraploiden Kern auf einen diploiden, und verhindert so, genau wie das die Reduktionsteilung bei bisexueller Fortpflanzung tut, eine Chromosomensummierung.

Solenobia pineti unterscheidet sich von *triquetrella* nur darin, daß nach der Chromosomenteilung in der zweiten Reifeteilung die Chromosomen des zweiten Richtungkörpers und die des weiblichen Vorkernes in die Bildung eines einheitlichen Kernes eingehen, der nun $2 \times 60 = 120$ Chromosomen enthält, also die tetraploide Zahl, mit der die Entwicklung durchgeführt wird.

Beobachtungen über die Reifung fakultativ parthenogenetischer Psychideneier führen zu dem Schluß, daß die Einführung der obligatorischen Parthenogenese mit dem haploiden Chromosomenbestand sich vollzog, dann durch automiktische Vorgänge (Verschmelzung von Furchungskernen oder Verschmelzung des zweiten Richtungkörpers mit dem weiblichen Vorkern) die Chromosomenzahl verdoppelt wurde und schließlich durch dieselben Vorgänge die Tetraploidie erreicht wurde, mit der allein anscheinend die obligatorische Parthenogenese durchgeführt werden kann.

Diskussion: Herr Nachtsheim-Berlin.

Herr H. Nachtsheim Berlin: Parthenogenese, Gynandromorphismus und Geschlechtsbestimmung bei Phasmiden.

Divippus (Carausius) morosus, die indische Stabheuschrecke, soll sich in ihrer Heimat zweigeschlechtlich fortpflanzen (sichere Angaben darüber zu erhalten, hat der Vortr. sich bisher vergeblich bemüht), während sie sich, seit sie Ende des vorigen Jahrhunderts in Europa eingeführt wurde, hier ausschließlich parthenogenetisch vermehrt. Obwohl seit 1900 von zahlreichen Liebhabern gezüchtet, geben die meisten Autoren an, trotz jahrelanger Zucht nur Weibchen erhalten zu haben. Hin und wieder aber wurden doch vereinzelt Männchen beobachtet. Da jedoch in den bisherigen Arbeiten genaue Angaben über die Zahl der bis zum Imaginalstadium aufgezogenen Individuen nicht gemacht wurden, erwies sich die Berechnung des prozentualen Verhältnisses der Männchen zu den Weibchen als unmöglich.

Um eine Antwort auf diese Frage zu erhalten, wurden deshalb zunächst die Tiere in großem gezüchtet und alsbald auch Weibchen erhalten. Der Prozentsatz der Männchen betrug in den Kulturen ungefähr 0,1, auf 1000 Weibchen also kam 1 Männchen. Die Ausgangstiere hatten verschiedene Herkunft (teils in München, teils aus Heidenheim in Württemberg bezogen); der Prozentsatz der Männchen war in den Kulturen verschiedener Herkunft

der gleiche. Außer den Männchen wurden 0,05% Gynandromorphen beobachtet, meist Weibchen mit mehr oder weniger ausgedehnten männlichen Teilen. Bei einem lebend demonstrierten gynandromorphen Individuum war der Kopf männlich, die Vorderbeine waren weiblich, die Brustregion auf der Dorsalseite links männlich, rechts weiblich, beide Teile scharf gegeneinander abgegrenzt, auf der Ventralseite ein buntes Mosaik, der Hinterleib war in der Form weiblich, in der Größe mehr männlich. Im ganzen nahm das Tier in der Größe eine Mittelstellung zwischen Weibchen und Männchen ein. Was die Fortpflanzung anbetrifft, verhielt sich das Tier als Weibchen, nur blieb infolge der wesentlich geringeren Größe seine Produktivität stark hinter der normaler Weibchen zurück¹⁾.

Alle bisher gezüchteten Tiere, Weibchen, Männchen und Gynandromorphen, entstanden parthenogenetisch. Die zytologischen Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen, doch kann schon soviel gesagt werden, daß Weibchen und Männchen diploid sind. Die Eier bilden zwei Richtungskörper, behalten aber die diploide Chromosomenzahl bei bzw. verdoppeln die haploide Zahl wieder. So bleibt normalerweise bei den Nachkommen immer die gleiche Chromosomenkombination (und damit die gleiche quantitative Kombination der Geschlechtsenzyme) bestehen wie bei der Mutter, es entstehen lauter Weibchen. Die äußerst seltenen Männchen verdanken einer Störung dieser Kombination ihre Entstehung, sind also, wenn auch morphologisch und physiologisch normal, ihrer Entstehung nach als Abnormalitäten zu betrachten. Die seltenen Dixippus-Männchen sind wahrscheinlich (der zytologische Beweis steht noch aus) Non-disjunction-Männchen. Ebenso sind die Gynandromorphen sehr wahrscheinlich eine Folgeerscheinung einer einmaligen oder wiederholten Dislokation eines Geschlechtschromosoms im Laufe der Entwicklung.

Die aufgetretenen Männchen verhalten sich durchaus normal. Weder ist ihre Lebenskraft vermindert oder ihre Lebensdauer im Vergleich zu der der Weibchen verkürzt (ein Männchen wurde 7 Monate lang als Imago beobachtet), noch sind ihre geschlechtlichen Funktionen gestört. Die Begattung wurde wiederholt beobachtet. Sämtliche von begatteten Weibchen abgelegten Eier entwickelten sich wieder zu Weibchen (von den 0,1% Männchen abgesehen), wahrscheinlich alle parthenogenetisch.

Um eine etwaige Abhängigkeit des Auftretens der Männchen von den Außenbedingungen zu ermitteln, wurde zunächst der Einfluß der Temperatur geprüft. Weibliche Imagines wurden konstant in 25° C gehalten. Auch die Eier blieben in dieser Temperatur bis zum Schlüpfen der Larven. Die Larven wurden zum Teil gleich nach dem Schlüpfen in Zimmertemperatur gebracht, zum Teil verblieben sie noch kürzere oder längere Zeit in 25°.

¹⁾ Inzwischen sind aus den Eiern dieses Gynandromorphen die ersten Larven geschlüpft. Januar 1923.

Auf das Geschlecht war die hohe Temperatur ohne Einfluß, doch trat bei sämtlichen Weibchen, die ihre Embryonalentwicklung in der hohen Temperatur zurückgelegt hatten, ein Merkmal auf, das sonst nur für das Männchen charakteristisch ist, eine rote Färbung der Brustregion auf der Ventralseite.

Herr E. Baur-Berlin: Die Faktorenkoppelung bei *Antirrhinum* im Lichte der Morganschen Theorie.

Da eine ausführliche Publikation über diesen Gegenstand z. Zt. im Druck ist (Bibliotheca Genetica Bd. IV), genügt hier wohl ein ganz kurzes Referat. Zwischen den Befunden bei *Antirrhinum* und bei *Drosophila* besteht ein sehr weitgehender Parallelismus, sowohl im Auftreten von sehr vielen Faktormutationen (bisher weit über 100), im Vorhandensein von verschiedenen Lethalfaktoren und vor allem im Vorhandensein von Koppelungsgruppen. Bekannt sind bisher 4 Gruppen von gekoppelten Faktoren. Die Höchstzahl der zu einer Koppelungsgruppe gehörenden Faktoren beträgt bisher 11. Daß noch nicht mehr Koppelungsgruppen einwandfrei festgestellt sind, obwohl *Antirrhinum* 8 Chromosomen hat, rührt nur daher, daß bei diesem Organismus eine Generation ein volles Jahr dauert und deshalb die Analyse nur sehr langsam fortschreitet. Ob Erbfaktoren frei spalten oder mäßige Koppelung zeigen, läßt sich aus einfachen F_2 Generationen im allgemeinen nicht erschließen. Leichtere Koppelungen können nur auf dem Wege der Rückkreuzung erkannt werden, und jede Rückkreuzung kostet, da zu dem Zweck stets erst der doppelt rezessive Typ hergestellt werden muß, 2–3 Jahre. Es wäre also vollkommen verfehlt, aus dem Umstand, daß bisher noch nicht soviel Koppelungsgruppen gefunden worden sind, als *Antirrhinum* Chromosomen hat, zu folgern, daß hier die von der Morganschen Schule gegebene Erklärung der Koppelungs-Phänomene nicht zutreffe. Im Gegenteil bestätigen vielmehr alle bisherigen Beobachtungen bei *Antirrhinum* diese Vorstellungen.

Schluß der Sitzung um 1 Uhr.

Für die Mittagsstunden war ein Besuch der zoologischen Sammlungen des Naturhistorischen Museums vorgesehen. Außerdem fanden dort folgende Demonstrationen statt:

Herr O. Pesta-Wien: Variationen des Rostrums bei Decapoden.

Herr H. Rebel-Wien: Über eine größere Kollektion von Schwärmerbastarden.

Herr K. Holdhaus-Wien: Über Rassen- und Aberrationenbildung bei Coleopteren.

Herr O. Wettstein-Wien: Die Lacertiden der „muralis“-Gruppe.

Herr K. Toldt-Wien: Hautzeichnungen bei Säugetieren und regionale Verfärbung des Haarkleides während der Mauser.

4. Sitzung.

Den Vorsitz in der Nachmittagssitzung, die um 3¹⁵ Uhr eröffnet wurde, führte Herr Goldschmidt-Berlin-Dahlem. Zunächst erhielt das Wort Herr Davenport.

Herr Ch. B. Davenport-Cold Spring Harbor (U. S. A.): **Heredity in *Datura* after Blakeslees investigations.**

Der Vortragende gab an Hand zahlreicher Lichtbilder einen Überblick über den bisherigen Stand der wertvollen Experimente Blakeslees und seiner Mitarbeiter mit *Datura*.

Diskussion: Herr Baur-Berlin.

Herr H. Przibram-Wien: **Temperaturmodifizierte Ratten und deren Nachkommen.**

Von Francis Sumner ist an Mäusen, vom Vortragenden an Ratten gezeigt worden, daß die relative Länge des Schwanzes dem Körper (Kopf + Rumpf) gegenüber mit der während des Wachstumes einwirkenden Außentemperatur zunimmt. In den konstant temperierten Kammern der biologischen Versuchsanstalt in Wien ist durch die Messungen von Uhlenhuth und Kammerer die schrittweise Änderung der Körperwärme mit der gradweisen der Kammertemperatur nachgewiesen worden. Die relative Schwanzlänge ist direkt mit dieser Körperwärme korreliert. Sie hängt in der Tat nur von dieser ab, denn bei künstlicher Abänderung der Innentemperatur nimmt sie bei ein und derselben Außentemperatur verschiedene, dem Abänderungsgrade entsprechende Werte an, wie des Vortragenden Mitarbeiter, und zwar Bierens de Haan für künstliche Unter, B. Wiesner für Über-temperatur nachweisen konnten. Wurden Ratten aus einer mittleren in eine um 10° C höhere und in eine um 10° C niedrigere Temperatur versetzt, daselbst mindestens eine Generation lang weiter fortgezogen und dann wieder in die mittlere Temperatur zurückgebracht, so zeigte sich keine gleichsinnige Nachwirkung der bei der 1. Nachkommengeneration erzielten Temperaturmodifikation bei der 2. Generation. Vielmehr war die relative Schwanzlänge dieser kleiner bei den aus der hohen, als bei den aus der niedrigen Temperatur rückversetzten Ratten. Die Körperwärme der letzteren ist nämlich höher, wohl deshalb, weil die bei der niedrigeren Temperatur erforderliche Mehrproduktion an Wärme noch in den rückversetzten Nachkommen beibehalten wird.

Die „Stimmung“ des Stoffwechsels muß also auf irgend eine Art übertragbar sein. Es kommt dabei nicht das Funktionieren des Wärmeregulationsapparates selbst in Betracht, da dieser ja weder im Embryo noch auch in der ersten Woche nach der Geburt eine bestimmte Temperatur zu halten imstande ist. Sowohl die aufeinanderfolgenden Würfe der rückversetzten Ratten, als auch die aufeinanderfolgenden weiteren in der Rückversetzungstemperatur

belassenen Generationen zeigen eine Regression der relativen Schwanzlänge gegen den Normalwert, welcher aus der zweiten in konstanter mittlerer Temperatur aufgezogenen Generation gewonnen wird. Die Größe der Regression ist dabei unabhängig davon, ob die Würfe einer Generation oder jeweils gleichzeitig gefallene mehrerer Generationen verglichen werden. Maßgebend für den Grad der Nachwirkung ist also die Zeit ohne Rücksicht auf die Anzahl der eingeschalteten wärmeregulationsfähigen Perioden. Auch für die Stärke der durch hohe oder niedrige Außenwärme erzeugten Modifikation der Schwanzlänge und ihre Nachwirkung ist die Dauer der Einwirkung mitbestimmend: unterhalb einer gewissen Grenze findet offenbar keine Umstimmung des Stoffwechsels statt, so daß die beschriebene „Kontrast“wirkung der relativen Schwanzlänge unterbleibt. In solchen Fällen können die aus tieferer Temperatur in mittlere rückversetzten Ratten eine gleichsinnige Nachwirkung, gegen den Normalwert verkürzte Schwänze, die aus höherer entsprechend verlängerte aufweisen. Denn ohne Stimmungswechsel macht sich nur die frühere Körperwärme der Mutter auf dem Keim modifizierend bemerkbar. Dies erklärt auch die analogen Befunde von Sumner über das Wiederauftreten der veränderten Schwanzlänge bei seinen Mäusen bloß dann, wenn die Eltern nicht während der Keimesreife (im wärmeregulationsunfähigen Alter) den modifizierenden Temperaturen entzogen waren.

Diskussion: Herr Goldschmidt-Berlin-Dahlem.

Fräulein L. Brecher-Wien: Lichtbeeinflusste Schmetterlingspuppen und deren Nachkommen.

Von der Vortragenden ist in den letzten Jahren (Arch. f. Entw.-Mech. XLIII -- 1917, XLV -- 1919, XLVIII -- 1921, L -- 1922, Akad. Anz. Wien Nr. 2--3, 1922) eine kausale Analyse des Farbanpassungsvorganges mancher Schmetterlingspuppen (*Pieris brassicae*, *Vanessa io*, *V. urticae*) an die Umgebung, in der sie sich verpuppen, angestrebt worden. Es mußte hierbei auch die Frage untersucht werden, ob die unter einer bestimmten Lichtbedingung entstandene Puppenfarbmodifikation auf die Nachkommen übertragen wird. Mit dieser Frage hat sich gleichzeitig Dürken (*Pieris brassicae*) beschäftigt (Nachr. d. K. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen Math.-physikal. Kl. 1918, 1919 und 1920) und ist zu dem Ergebnis gekommen, daß eine solche Übertragung statthat. Da er infolge seiner Versuchsbedingungen keine durchschlagende Modifikation des Ausgangsmateriales erhalten und die nachfolgende Generation wieder bei verschiedenfarbigem Lichte gehalten hat, hat Vortragende bei ihren Versuchen getrachtet 1. qualitativ wie quantitativ solche Lichtbedingungen herzustellen, daß durchschlagend bei allen Puppen der zur Einwirkung gebrachte Farbeinfluß in der für dieses Licht spezifischen Puppenfärbung zum Ausdrucke kam und 2. die Raupen der nächsten

Generation beim Eintritt in das lichtempfindliche Stadium vor der Verpuppung jedem Lichteinfluß zu entziehen, indem sie in vollkommener Finsternis zur Verpuppung aufgestellt wurden.

Für Finsternis ist nämlich kein einheitlicher Typus sondern das Nebeneinandervorkommen von nichtgrünen (mittlere *Pieris brassicae*, dunkle *Jo*) und grünlichen Puppen charakteristisch. Vielleicht kommt hierin eine Nachwirkung der Puppenfarbe der Eltern zum Ausdruck. Letztere Überlegung wurde der Ausgangspunkt für die von der Vortragenden angestellten Versuche über die Vererbbarkeit der durch Lichteinfluß induzierten Puppenfarbe. Die seit 1916 daraufhin angestellten Versuche hatten nur spärlichen Erfolg, da es, wie auch Dürken erwähnt, sehr schwer ist, Tagfalter in der Gefangenschaft zur Paarung zu bringen.

Pieris brassicae. Elterngeneration (Herbst 1918): Raupen eines Geleges wurden im verpuppungsreifen Stadium auf einen gelben und einen weißen Kasten verteilt. Gelb ergab durchwegs grüne Puppen, weiß helle.

Die Paarung der daraus geschlüpften Schmetterlinge und die Aufzucht der Nachkommen bis zum Eintritt in das lichtempfindliche Stadium vor der Verpuppung erfolgte unter normalen neutralen Lichtbedingungen. Beim Eintritt in das lichtempfindliche Stadium wurden die Raupen dieser nächsten Generation zur Verpuppung in die Dunkelkammer gebracht. Die Nachkommen der gelbinduzierten grünen Puppen ergaben hierbei $\frac{1}{4}$ grüne; die Nachkommen der weißinduzierten hellen Puppen bloß $\frac{1}{7}$ grüne. Die Nachkommen der weißinduzierten hellen Puppen weisen also eine Reduktion der Anzahl der grünen Puppen in Finsternis auf, denn die Zusammenzählung von in Finsternis entsandenen Puppen aus Raupen unbekannter Abstammung ergibt ebenfalls $\frac{1}{4}$ grüne.

Vanessa Jo. Elterngeneration (Frühjahr 1922): verpuppungsreife Raupen aus einem im Freien gefundenen Gelege wurden auf einen schwarzen und einen gelben Kasten verteilt. Gelb ergab durchweg grüne goldglänzende Puppen, schwarz durchweg dunkle.

Paarung der Schmetterlinge und Aufzucht der Nachkommen (nur die aus den gelbinduzierten Puppen geschlüpften Schmetterlinge legten Eier ab) bis zum Eintritt in das lichtempfindliche Stadium erfolgte unter normalen neutralen Lichtbedingungen.

Die verpuppungsreifen Nachkommen der gelbinduzierten grünen Puppen ergaben in Finsternis verpuppt $\frac{1}{6}$ grüne. Verpuppung in Finsternis von Raupen, die aus im Freien gesammelten Gelegen also unbekannter Abstammung waren, ergab $\frac{1}{20}$ grüne. Es haben also die aus gelbinduzierten grünen Puppen stammenden Raupen der nächsten Generation bei Verpuppung in Finsternis viel mehr grüne Puppen im Verhältnis zu den dunklen ergeben als die Raupen unbestimmter Abstammung.

Diese Versuchsergebnisse sprechen für eine Nachwirkung der von den Eltern erworbenen Puppenfarbmodifikation auf die Puppenfarbe der Nach-

kommen und bestätigen also die Resultate Dürkens trotz der rigoroseren Ausschaltung von Variabilität.

Die Frage einer Nachwirkung der durch Lichteinfluß erworbenen Puppenfarbmodifikation gewinnt durch die von der Vortragenden über den Chemismus der Pigmententstehung unter dem Einflusse des Lichtes bei der Farbanpassung der Puppen erhaltenen Ergebnisse (Vgl. Arch. f. Entw.-Mech. XLIII, XLVIII, L) an Interesse. Es handelt sich ja bei der Annahme einer Puppenfärbung unter einem bestimmten Lichteinfluß nicht um eine direkte lokale Einwirkung auf das Pigment des Somas, sondern um einen durch das Licht geänderten Chemismus des Tieres, das die Pigmentbildungsvorstufen beeinflusst. Die periodische Abfolge in der Bildung und Wirksamkeit der Pigmentbildungsvorstufen im Leben des Schmetterlings würde durch den bestimmten Lichteinfluß auf dem Stadium vor der Verpuppung eine Änderung erfahren, die beim Wiederkehren dieser Phase, also bei der Verpuppung der nächsten Generation, beibehalten wird, falls jede entgegengesetzte Einwirkung anderen Lichtes durch Haltung in Finsternis ausgeschlossen wird.

Diskussion: Herr Goldschmidt-Berlin-Dahlem und Herr Przibram-Wien.

Fräulein E. Schiemann-Berlin: Genetische Studien zur Sortenunterscheidung der Gerste.

Unsere zweizeiligen Braugersten zerfallen in 2 Haupttypen: die *nutans*-Gersten, zu denen die Chevalliergersten gehören, mit lockeren, und die *erectum*-Gersten, zu denen die Goldthorpe- und Impérialgersten gehören, mit dichten Ähren. Für die Praxis der Sortenunterscheidung ist es wichtig, diese Typen auch am gedroschenen Korn zu unterscheiden, wozu die vier Merkmale: Kornbasis (unterstes Ende des Kornes auf der Rückenseite, direkt oberhalb der Ansatzstelle), Basalborste (borstenartige Fortsetzung des Spindelgliedes an der Bauchseite des Kornes), Lodiculae (Schwellkörperchen, die am trockenen Korn als feine Häutchen am Grunde innerhalb der Spelzen liegen) und Bezahnung der Spelznerven herangezogen werden. Die vorliegenden Untersuchungen beziehen sich auf Basis und Lodiculae.

Die *nutans*-Gersten haben nach der üblichen Bezeichnung die sog. „glatte Basis“ oder „schräge Fläche“, eine gerade oder schräge bis grubige kleine Abflachung an der Basis der Kornes (n-Basis); die *erectum*-Gersten dagegen eine tiefe Querfurche, oftmals mit aufgewölbtem Rand, die „Nute“ oder „Wulst“ genannt wird (e-Basis). Die Lodiculae der n-Formen haben einen großen, dreieckigen, häutigen Blattteil, die der e-Formen einen kleinen, spatelförmigen. Die Behaarung der Lodiculae folgt der der Basalborste und der gesamten Spindel (DD = lange glatte Haare, einzellig, Landgerstentyp; dd = kurze, filzigwirre Haare, vielfach mehrzellig, Chevalliergerstentyp; Vererbung monohybrid). Basis und Lodiculae der reinen Linien zeigen eine gewisse Variabilität, wobei mehrere Typen, die ich als „indifferente“ bezeichne,

bei n- und e-Gersten vorkommen. Die verschiedenen Varianten sind fortlaufend numeriert worden, die Abbildungen werden an anderer Stelle gegeben; hier sind nur die Nummern der Typen genannt.

Kreuzung von Friedrichswerther Berg-Wintergerste (*nutans*-, vierzeilig, DD) mit Fruwirths früher Goldthorpe Sommergerste (*erectum*, zweizeilig, dd) gab in F_1 volle Dominanz von n-Basis (Typ Nr. 8 u. 16) und n-Lodiculae (Nr. 1 u. VIII); F_1 war winterfest.

F_2 wurde teils im Herbst, teils im Februar, teils im April ausgesät; dadurch wird eine verschiedene Auslese ausgeübt: die Februarsaaten entwickeln sich vollzählig (leider viel Ausfall durch Fritfliege); in den Wintersaaten winteren die Sommertypen aus, in den Sommersaaten bleiben die Wintertypen größtenteils sitzen.

Die Basistypen in F_2 bilden eine fließende Reihe von einem Elterntyp zum andern mit Zwischenformen, die gelegentlich auch bei reinen Linien beobachtet werden, und zu denen auch die „indifferenten“ Formen gehören. Bezüglich der Lodiculae spaltet neben den vier durch die Behaarung bedingten Typen *nutans* D und d (I u. VIII), *erectum* D und d (VII u. IX) noch ein Typus mit extrem kleinem Blattteil heraus, sowohl mit D als mit d (V u. IV), wie er von einer Anzahl reiner Linien von *erectum*-Gersten bekannt ist. Während in F_1 die n-Basis und n-Lodiculae voll dominieren, zeigt F_2 einen Überschuß an e-Typen, in allen Februar- und Wintersaaten (Basis $n:e = 0,91-0,94:1$; Lod. $n:e 0,63-0,76:1$); dagegen einen Überschuß an n-Typen in den Sommersaaten (Basis $n:e = 1,2-2:1$; Lod. $1,11-2,32:1$). Der Prozentsatz der e-Lodiculae steigt, je vollständiger die Saaten sich entwickeln, d. h. je mehr Wintertypen noch zur Ährenbildung kommen. Daraus geht hervor, daß die Winterformen vorwiegend *erectum*-Typen, die Sommerformen vorwiegend *nutans*-Typen sind; d. h. es besteht augenscheinlich eine Koppelung zwischen den Faktoren für n-Basis und -Lodiculae und dem Faktor für Sommercharakter, und entsprechend zwischen den Faktoren für e-Basis und -Lodiculae und dem Faktor für Wintercharakter, was noch näher zu untersuchen ist. Zweitens besteht eine hochgradige, aber nicht absolute Koppelung zwischen dem Faktor für die extremen n-Basis-Typen (8) und (16) und dem Faktor für die extremen n-Lodiculae I bzw. VIII einerseits, zwischen dem für die extremen e-Basis- und dem für die extremen e-Lodiculae-Typen andererseits. Bei „indifferenten“ Ausbildung von Basis und Lodiculae muß zur Einordnung in die betr. Gruppen als drittes Merkmal die Dichte der Ähre berücksichtigt werden.

F_1 war bezüglich der Dichte intermediär (nb: bei voller Dominanz von n-Basis und -Lodiculae!) Die F_2 -Kurve ist eine Binomialkurve mit dem Gipfel über dem F_1 -Gipfel, etwas nach dicht hin verschoben und nach beiden Enden die Elternmaße überschreitend. Die Zerlegung dieser Kurve in Basis n und e gibt zwei stark transgredierende Kurven, die n-Kurve mit

Gipfel bei 70, die e-Kurve mit zwei Gipfeln, bei 56 und 60. 2. Die Zerlegung nach Lodiculae n (I, VIII); e_a (V, IV) und e_3 (VII, IX) gibt drei Kurven, davon die erste der Basis-n Kurve entspricht, die dritte der F_1 -Kurve, und dem lockeren e-Basis-Typ; die zweite dem dichteren e-Basis-Typ. Die F_2 -dichte Kurve setzt sich also aus mindestens drei, wahrscheinlich vier Kurven zusammen.

Zeigt schon F_2 ein Überwiegen von e-Formen über n, so wird dies in F_3 bestätigt. Es wurden daher neben konstanten n-Formen (40 Familien, alle locker, z. T. bis F_2) und konstanten e-Formen (42 Familien, alle dicht, aber von verschiedener Dichte) spaltende Familien sowohl unter den n- als unter den e-Formen gefunden; und zwar bei beiden teils mit Überwiegen von n, teils mit Überwiegen von e; dabei ist der Prozentsatz jeweils in sehr breiten Grenzen schwankend. Eine vorläufige faktorielle Formulierung der neuen Resultate wurde im Anschluß an die Untersuchungen von v. Ubisch über Lockerkeit aufgestellt, die wegen der vielfach kleinen Zahlen noch weiterer experimenteller Ausarbeitung bedarf.

Nach v. Ubisch besitzen die lockeren Gersten einen Faktor für Lockerkeit L und zwei Nebenfaktoren M und N, die innerhalb der LL- und Ll-Typen die Dichte variieren; alle ll-Pflanzen sind dicht, d. h. die dichten Formen, mit denen v. Ubisch gearbeitet hat (bes. japanische Gersten), sind rezessiv. Im Gegensatz dazu besitzt nach meinen Untersuchungen die Frurwirth frühe Goldthorpegerste einen dominanten Dichtefaktor, den ich, weil er den *erectum*-Typ bedingt, E nenne. Die Spaltungs- und Dominanzverhältnisse der obigen Kreuzung lassen sich nun unter folgenden Annahmen erklären: Die lockeren Braugersten sind LLee, die dichten Braugersten sind lEE. L bedingt *mutans*-Basis und Lodiculae, E bedingt *erectum*-Basis und Lodiculae; was die Dominanz betrifft, so ist $LL \succ EE \succ Ll$. Wahrscheinlich müssen auch die Nebenfaktoren M und N in ihrer Wechselwirkung mit E zur Erklärung der Dominanz- und Spaltungsverhältnisse mitberücksichtigt werden, was noch näher zu untersuchen ist.

Um über das Vorkommen der geschilderten Basis- und Lodiculae-Typen bei der Gerste Aufschluß zu bekommen, habe ich das Gerstensortiment des Instituts für Vererbungsforschung, das z. Z. 185 Sorten umfaßt, durchgesehen; durch die Güte des Herrn Professor Schweinfurth stand mir außerdem sein ägyptisches Herbar zur Untersuchung zur Verfügung, sowie die von ihm gesammelten und im botanischen Museum in Dahlem aufgestellten Funde aus altägyptischen und griechischen Gräbern. Dazu kommen einige Funde aus Pfahlbauten der Schweiz und aus mitteldeutschen Hünengräbern, die sich im Museum der Landwirtschaftlichen Hochschule befinden. Eine Durchsicht dieser Gersten zeigt, daß der *mutans*-Typ von Basis und Lodiculae der weitest verbreitetste ist. Er findet sich bei den uns bekannten (2 zeiligen) Wildgersten, den meisten europäischen (2-zeiligen) Braugersten, allen unseren 4 zeiligen Futtergersten, den osteuropäischen, nordafrikanischen, asiatischen

lockeren 2- und 4-zeiligen, z. T. sehr primitiven Gersten, dem größten Teil der 4- und 6-zeiligen Gersten aus dem heutigen Ägypten (Sammlung des Instituts und von Professor Schweinfurth), den altägyptischen und altgriechischen Gersten (mit einer Ausnahme), sowie den Pfahlbautengersten aus Möhringen.

Einen etwas abweichenden Typ (Gr. 2) haben die sehr dichten japanischen Gersten bezüglich der Basis (nicht der Lodiculae), die sich morphologisch der e-Basis nähert, genetisch aber rezessiv ist; und die Nacktgersten (Gr. 3), die auch n-Lodiculae besitzen, aber bezüglich der Basis einen Typ für sich darstellen, der entwicklungsmechanisch durch die Wirkung der vom Kern abgetrennten Spelze zustande kommt und bei Kreuzung mit bespelzten n-Gersten bei allen bespelzten Individuen n-Basis aufweist. Die 6-zeiligen Gersten der Robenhausener Pfahlbauten dürften zu Gruppe 2 und 3 gehören, eine Anzahl 6-zeiliger ägyptischer der Sammlung Schweinfurth zu Gruppe 2.

Der *erectum*-Typ von Basis und Lodiculae (Gr. 4), wie er oben beschrieben ist, kommt allein den 2-zeiligen dichten, sogenannten *erectum*-, *Imperial*-, *Goldthorpe*- und *zeocriton*-Gersten zu, die also einen Typus für sich darstellen. Die Tatsache, daß sich dieser Typus auch genetisch abweichend verhält, führt zu der Annahme, daß der Faktor E durch eine Plus-Mutation in einer llee-Gerste entstanden ist, und zwar wahrscheinlich in England, woher, soviel ich aus der Literatur feststellen konnte, die dichtährigen Braugersten zu uns gekommen sind.

Herr Th. Roemer-Halle a. S.: Partielle Variationen bei *Lupinus angustifolius*.

Die Leguminosen neigen in vielen Vertretern zu diskontinuierlichen partiellen Variationen; solche finden sich bei *Vicia*, *Pisum*, *Trifolium* und vielen anderen Arten. Besonders häufig scheinen sie bei *Lupinus* zu sein. So hat schon Fruwirth solche Variationen bei *Lupinus angustifolius* und *luteus* beschrieben. Wie Fruwirth bei diesen und E. Tschermak bei *Phaseolus* nachwies, sind diese Variationen in einigen Fällen Modifikationen, überwiegend jedoch erbliche Variationen.

Partielle erbliche Variationen haben außer den Genannten Johannsen, Reinke, Martinet, Kießling beschrieben, stets aber handelt es sich um vereinzelte, wenige Fälle, die als seltene Ausnahmen beurteilt wurden. In meinen Zuchtstämmen von *Lupinus angustifolius* treten sie aber in bestimmten Zweigen häufig auf.

Bei *Lupinus angustifolius* ist die Selbstbefruchtung die Regel, Fremdbefruchtung zwar möglich, aber sicher selten. *Lupinus luteus* zeigt weit mehr Fremdbefruchtung. Gegenüber bisher beschriebenen erblichen partiellen Variationen liegt bei *Lupinus angustifolius* der Fall auch in der Richtung günstig, daß jede Pflanze eine Hauptachse treibt, sich nicht im oder am Boden verzweigt. Infolgedessen ist nicht mit der Möglichkeit zu rechnen, daß

die Samen zweier Pflanzen zusammengeerntet worden sind. Die beobachteten partiellen Variationen (innerhalb der Einzelpflanze) beziehen sich auf die Kornfarbe und Kornzeichnung, während solche für die Blütenfarbe die in enger Korrelation dazu steht, nie beobachtet worden sind. Diese Tatsache ist günstig für die Beurteilung, ob die Variationen an dominanten oder rezessiven Phaenotypen auftreten.

Bezüglich der Kornfarbe sind bei *Lupinus angustifolius* weiße und graue Sippen zu unterscheiden, von denen die letzteren wieder in allen möglichen Formen auftreten, wie schon Kajanus nachgewiesen hat. Weiße Kornfarbe ist mit weißer Blütenfarbe gekoppelt, während die graumarmorierten Körner blaublühende Pflanzen bringen. Weiße Korn- und Blütenfarbe mal graue Korn- und blaue Blütenfarbe vererbt nach dem monohybriden Schema und spaltet 3:1 in F_2 mit Dominanz von grau und blau. Ebenso wie diese Eigenschaft ist eine Hackenzeichnung am Hylus monomer dominant gegen das Fehlen dieser Zeichnung, welches als konstantes Merkmal eines Stammes „R 17“ aufgetreten ist. Obwohl jede einzelne Lupinenpflanze nur etwa 20 Körner bringt, kann, weil in beiden Merkmalen Monomerie vorliegt, die Aufspaltung in der Nachkommenschaft sicher erkannt werden.

In den Jahren 1916 bis 1921 sind 27 Pflanzen gefunden worden, welche teils weiße, teils graue Körner trugen, nachdem sie blau geblüht haben, also eigentlich nur graue Körner tragen sollten. In allen Nachzuchten sind die weißen Rezessiven völlig konstant in Blüte und Samen, in 13 Fällen ergibt die Nachzucht der grauen Körner Spaltung 187 Pflanzen mit grauem Korn: 61 weiß-blühenden Pflanzen mit weißem Korn, die restlichen 14 Mutterpflanzen ergeben aber 154 F_1 -Nachkommen konstant grau und ebenso in der F_2 mit 227 Pflanzen.

In den gleichen Jahren sind insgesamt 28 Pflanzen gefunden worden, die sowohl Körner mit als auch solche ohne Hyluszeichnung trugen. Alle Nachzuchten der Körner ohne Hyluszeichnung ergeben völlige Konstanz bei Erziehung von 514 Pflanzen. Die Nachzucht der Körner mit Hyluszeichnung ergab bei 9 Mutterpflanzen Spaltung 87 mit: 26 ohne diese Zeichnung und bei 19 Mutterpflanzen Konstanz mit 137 Nachkommen in F_1 und 75 in F_2 .

Es ergibt sich also, daß die Mutterpflanzen teils Heterozygoten waren, wie es in den bisher beschriebenen Fällen war, teils aber auch Homozygoten. Es ist somit während des vegetativen Lebens sowohl Aa in aa, aber auch AA direkt in aa übergegangen. Sämtliche 55 Pflanzen entstammen Nachzuchten von künstlichen Bastardierungen, deren P-Generation mehr oder weniger weit zurückliegt. Einige gehören uniformen F_1 -Generationen an, die Mehrzahl aber spaltenden Nachkommenschaften einzelner Mutterpflanzen von F_2 bis F_6 . In konstanten F_n -Stämmen einer Bastardierung sind nie solche erbliche partiellen Unterschiede gefunden worden. Über die Verteilung dieser partiellen Variationen kann nichts Bestimmtes ausgesagt werden:

es wurden Hülsen gefunden, deren drei oder vier Körner alle abgeändert waren, aber auch Hülsen mit beiderlei Kornarten im Gemisch. Diese Hülsen treten sowohl oben als unten am Blütenstand auf. Desgleichen bestehen keine bestimmten Zahlenverhältnisse zwischen der dominanten und der rezessiven Erscheinungsform innerhalb der einzelnen Pflanzen. Es sind sowohl Pflanzen mit nur einem abgeänderten Korn, als auch solche mit nur einem normalen Korn gefunden worden. Zwischen der Kornzahl \times Dominante : 1 rezessiv und 1 dominant : \times -Rezessiv finden sich alle Übergänge. Ja es gibt auch Fälle, in denen keinerlei normale Körner mehr geerntet werden, sondern alle Körner abgeändert sind. Dies läßt sich für die Eigenschaft der Hackenzeichnung nicht nachweisen, jedoch für die Kornfarbe, indem blaublühende Pflanzen nur weiße Körner erbrachten. Diese Fälle sind zwar nicht sehr häufig, aber immerhin hier zum erstenmal einwandfrei beobachtet. Durch das Auftreten solcher vegetativer Abänderungen erblicher Art ist, wenn der Vorgang in verstärktem Maße möglich ist und wirklich wird, die Erklärung für das „Umschlagen“ der Spaltungsverhältnisse wie es Nilsson-Ehle nennt, gegeben. Es müssen in geringerem oder größerem Umfange Störungen der normalen Spaltungsverhältnisse auftreten. Die Ursache kennen wir allerdings auch heute noch nicht.

Die Abänderungen an den 55 bezeichneten Pflanzen beziehen sich stets auf die gleichen Merkmale, in denen die Eltern der früheren Bastardierungen sich unterschieden. Pflanzen mit grau und weißen Körnern sind nur in Nachzuchten der Bastardierung weiß \times graues Korn oder gleichbedeutend weiß blühend gefunden worden und die Pflanzen, welche Körner mit Hyluszeichnung neben solchen ohne diese Zeichnung tragen, gehen in F_1 bis F_n auf die Bastardierung mit ohne Hyluszeichnung zurück. Dies tritt besonders deutlich dort hervor, wo innerhalb der Einzelpflanzen nicht nur ein Merkmal, sondern zwei oder gar drei Merkmale abgeändert sind. In den Ernten 1917–21 sind drei Pflanzen gefunden worden, die neben grauen Körnern mit Hyluszeichnung, weiße Körner ohne diese Hackenzeichnung tragen und drei Pflanzen mit grauem Korn ohne Hyluszeichnung und weißen Körnern mit dieser. Diese sechs Pflanzen entstammen den Nachzuchten der Bastardierung weiß mit Hyluszeichnung mal dem Stamm „R 17“ also grau ohne diese Zeichnung und sind gleichzeitig in zwei Merkmalen abgeändert. Demnach könnten diese vegetativen Abänderungen identifiziert werden mit dem, was E. Tschermak als „Spätfolgen“ bezeichnet.

Aber es sind nicht nur Abänderungen von der dominanten zur rezessiven Form beobachtet worden, sondern wie das letzte Beispiel von dimerer Abänderung zeigt, auch solche von der rezessiven zur dominanten Form. Dies läßt sich gerade bei *Lupinus angustifolius* sehr leicht und sicher beobachten. An sicher und einwandfrei weißblühenden Pflanzen sind einzelne, mehrere oder auch alle Körner grau statt weiß. In früheren Jahren zweifelte ich an der Richtigkeit der Bestimmung, jedoch wurden 1921 alle weiß-

blühenden Pflanzen an Blumenstäbe einzeln gebunden und mit diesen geerntet. Von neun weißblühenden Mutterpflanzen mit grau und weißem Korn ergaben fünf in der Nachzucht der Graukörner-Konstanz mit zusammen 19 Nachkommen, vier Mutterpflanzen lieferten spaltende Nachzucht mit 38 grausamigen und 24 weißsamigen Nachkommen. Diese Gesamtzahlen sind zu gering. Aber sicherlich kann gesagt werden, daß während des vegetativen Lebens nur Aa oder AA in aa, sondern auch aa in Aa und auch in AA umgewandelt werden kann. Dieser Befund ist mit der Vorstellungsweise der Presense-Absence Theorie nicht vereinbar, wird aber durch Beobachtungen von Fruwirth, Tschermak, Martinet und Kießling bestätigt.

Aus diesen Versuchsergebnissen ist zu folgern, daß in den vorliegenden Fällen von *Lupinus angustifolius* die Gene durch Bastardierung in einen labilen Zustand versetzt worden sind und ihre frühere Stabilität erst in der Enkelgeneration eines Heterozygoten wieder erreichen, weil ja die Homozygoten von konstanten Nachkommenschaften keine vegetativen Abänderungen ausweisen, dagegen die Homozygoten spaltender Nachkommenschaften solche Abänderungen nicht gerade selten zeigen.

Sind diese vegetativen Abänderungen Spaltungen oder Mutationen? Ich persönlich neige dazu, sie als vegetative Spaltungen oder auch nach Tschermaks Terminologie als „Spätfolgen“ aufzufassen, weil sie stets in spaltenden Nachkommenschaften auftreten. Andererseits sind ungefähr die Hälfte von ihnen ja Homozygoten, so daß der Vorgang der Abänderung auch als Mutation gedeutet werden kann. Ein endgültiger Entscheid ist hier wohl noch nicht möglich. Werden wir überhaupt zu einer scharfen Grenze zwischen Bastardierungsfolgen und Mutationen kommen?

Schluß der Sitzung 5³⁰ Uhr.

5. Sitzung.

Die Verhandlungen des dritten Tages waren in der Hauptsache der menschlichen Erblichkeitslehre gewidmet. Den Vorsitz in der Vormittagsitzung, die um 9²⁵ Uhr begann, führte Herr Kronacher-Hannover. Nach einigen geschäftlichen Mitteilungen erstattete zunächst Herr Rüdin sein Referat.

Herr E. Rüdin-München: Über Vererbung geistiger Störungen.

Trotz der Schwierigkeiten, welchen die Erblichkeitsforschung in der Psychiatrie begegnet, konnte doch schon für die Huntingtonsche Chorea der einfach dominante, für die Myoklonus-Epilepsie und die amaurotische Idiotie der einfach rezessive Modus erwiesen werden. Die Dementia praecox oder Schizophrenie, deren Kern von den Klinikern als Krankheitseinheit anerkannt wird, vererbt sich nach den meisten Autoren nach einer rezessiven Dimerie. Möglicherweise entsteht sie aber nur auf dem Boden einer schizoiden Persönlichkeit (Kahn), welche bei der Erbgenese der Dementia praecox

in hervorragendem Maße beteiligt ist. Paraphrenie, Paranoia, Paranoia querulans, sowie gewisse Formen von Moral Insanity sind erbbiologisch mit der Schizophrenie eng verwandt. Die Vererbung des manisch-depressiven Irreseins scheint nach einer Trimerie mit einem dominanten und zwei rezessiven Faktorenpaaren zu gehen. Auch eine dominante Polymerie mit unbekannt wie vielen Faktoren hat vieles für sich. Eine einfach dominante geschlechtsbegrenzte Vererbung für die Gesamtheit der Fälle ist ausgeschlossen. Das Überwiegen des weiblichen Geschlechts, das bei den Internierziffern zum Ausdruck kommt, ist zum großen Teil Artefakt, und rührt daher, daß manisch-depressive Männer sich viermal häufiger umbringen als manisch-depressive Frauen und daher dementsprechend weniger in die Anstalt kommen. Bei der progressiven Paralyse spielt die Erbllichkeit, wenn überhaupt, eine geringe Rolle. Brauchbare mendelistische Untersuchungen über die Epilepsie, angeborenen Schwachsinn usw. fehlen noch. Die dahingehenden amerikanischen Untersuchungen sind nicht beweisend, weil sie ohne klinisch genaue Umgrenzungen und unter Nichtanwendung der Weinbergischen Probanden-Methode angestellt sind. Gegen die Annahme des amerikanischen Biologen Davenport, daß es bewiesen sei, daß einzelne Symptomenkomplexe, welche in Europa bisher als integrierende Bestandteile von Krankheitseinheiten betrachtet wurden, sich separat vererben können, ist Widerspruch zu erheben. Es kann so sein, der Beweis ist aber, von sonstigen Unwahrscheinlichkeiten abgesehen, wegen der Nichtanwendung der Probanden-Methode und der Erhebung des Materials durch Nichtsachverständige, anzufechten. Auch der Beweis, daß irgend eine Geistesstörung durch Keimvergiftung der Eltern (z. B. mit Alkohol) hervorgebracht sei, kann nicht als erbracht gelten. Zum Schluß wird auseinandergesetzt, was unter sogenannter polymorpher, heteromorpher, ungleichartiger, genereller, transformierender Vererbung vernünftiger- und modern mendelistischer Weise verstanden werden kann.

(Die Veröffentlichung des ausführlichen Referates erfolgt in der Zeitschrift für die gesamte Neurologie und Psychiatrie).

Diskussion: Herr Economo und der Referent.

Herr Ch. Wriedt-Ski (Norwegen): Drei Mutationen bei Haustieren.

Der Vortragende berichtet über drei von ihm beobachtete Mutationen beim Pferd (Vergrößerung des Brust- und Röhreineumfanges), beim Rind (Auftreten eines semilethalen, nicht an das Geschlecht gebundenen rezessiven Faktors, der eine Verkürzung des Knochens des Mittelfußes und des Oberschenkels und eine Einwärtskrümmung der Vorderbeine, so daß sie kreuzweise liegen, zur Folge hat) und beim Schaf (Wiederauftreten des Ankonoder Dackelschafes). (Eigenbericht nicht eingegangen.)

An der Diskussion beteiligten sich die Herren Kronacher-Hannover, Adametz-Wien, Keller-Wien, Baur-Berlin, Krizenecký-Brünn und der Vortragende.

Frläulein Rh. Erdmann Berlin. Explantation und Verwandtschaft.

Drei Wege scheint es zu geben, die über die strukturelle Ähnlichkeit oder Verwandtschaft Auskunft geben können und die letzten Endes auch mit der taxonomischen Verwandtschaft identische Ergebnisse geben sollten. Jedes Individuum hat — soweit sind wir durch die Untersuchungen Leo Loeb's und seiner Mitarbeiter aus den Jahren 1897–1922 berechtigt anzunehmen, sein Individualdifferential. Unter Individualdifferential soll die Summe aller Verschiedenheiten — seien es chemische oder physikalische, bekannte oder unbekannte — kurz, die Summe aller strukturellen Unterschiede dieses einen Individuums im Vergleich zu anderen derselben Spezies definiert werden. Ebenso werden wir Art und Stammesdifferential fassen. Dieses Individualdifferential ist biologisch nachweisbar und zwar durch die Reaktionen, welche die lebenden Zellen dieses einen Individuums untereinander oder Zellen verschiedener Individuen derselben Spezies aufeinander haben. Gewöhnlich hat man diese Reaktionen allein in Bastardierungsversuchen untersucht oder die Reaktionen verschiedener nicht lebender Körpersäfte oder Seren auf ihre Wirkungen (Präzipitierbarkeit und Agglutinierbarkeit) geprüft. Dazu kommt jetzt also nun die dritte Methode, die Untersuchung der Transplantationsreaktionen eines Individuums mit seinen eigenen Zellen und denen der Individuen gleicher Spezies, sowie der Transplantationsreaktionen bei Verpflanzung der Zellen der Angehörigen verschiedener näher oder weiter verwandten Spezies. Diese Reaktionen bestehen in dem verschiedenen Verhalten der Lymphozyten, der Fibroblasten und der Angioblasten des Nehmers, das sowohl für auto- wie homoio- und heteroplastische Transplantationen von Leo Loeb und seinen Mitarbeitern geprüft worden ist.

Der Grad dieser Reaktionen bei der Transplantation ist vielleicht der feinste Wertmesser der strukturellen Verwandtschaft verschiedener Individuen. Diese Reaktion überragt an Feinheit den durch die Methode der embryonalen Transplantation da, wie wir bald sehen werden, das embryonale Individualdifferential sich von dem des erwachsenen Tieres unterscheidet.

Unsere heutigen Untersuchungen befassen sich mit dem Nachweis der verschiedenen Individualdifferentialie in den Spezies der Anuren und zwar der erwachsenen Anuren. Wir nehmen immer nach Leo Loeb an, daß die Zellen des gleichen Körpers das gleiche Individualdifferential haben, wozu unter Umständen noch für jede Zelle ein bestimmtes Organdifferential kommen könnte. Die Speziesdifferentialie z. B. zweier *Rana temporaria* sind gleich, ihre Individualdifferentialie verschieden. Der Nachweis, daß es Individualdifferentialie gibt, ist durch das schwierige Gelingen der homoioplastischen Transplantationen erbracht. Hier finden sich die heftigsten Abwehrerscheinungen des Nehmers, wie Lymphozytenreaktion und Fibroblastenreaktion. Dazu kommen noch die Vergiftungserscheinungen, die sogar zum Tode des Nehmers führen können. Je tiefer in der taxonomischen Reihe die Spezies, deren Organe oder Organteile wir verpflanzen wollen, steht, desto leichter

soll die homoioplastische Transplantation gelingen. Diese mehr gefühlsmäßig entstandene Ansicht ist durchaus nicht für alle Tierklassen gültig. So scheiden die Insekten aus, bei denen sowohl homoio- wie heteroplastische Transplantationen gelingen. Sogar wird dauernde Funktion der transplantierten Organe (Meisenheimer, Kopeck, Finkler) berichtet. Ebenso abseits stehen die Schlangensterne. Bei diesen und bei den Schmetterlingen scheint dauernd heteroplastische funktionsfähige Verbindung möglich.

Die beigelegte Tabelle, so unvollständig sie ist, gibt eine Übersicht, wie und mit welchen Tiergruppen besonders häufig experimentiert worden ist. Zwar sind diese Experimente mit Ausnahme derer von Loeb und Schoene nicht mit dem Hinweis angestellt worden, die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den verschiedenen Tierspezies bis aufs feinste aufzuklären, sondern diese Versuche entstanden meistens aus praktischen Erwägungen. Wenig ist mit den erwachsenen Individuen niederer Tierklassen experimentiert worden. Dagegen sind gerade mit embryonalen Evertabraten besonders viele Transplantationsexperimente ausgeführt, wenn man die Bastardierungsexperimente hinzurechnet. Oft ausgeübt ist die eigentliche embryonale Transplantation bei Vertebraten, besonders Urodelen und Anuren. Nun aber sind alle Analogieschlüsse aus dem Gelingen embryonaler Transplantation auf ein solches bei erwachsenen Tieren falsch, da sich das Individualdifferential erst im Lauf der embryonalen Entwicklung ausbildet. Der Zeitpunkt, wann und für welche Organe dieses Individualdifferential auftritt, ist verschieden. Es kann für manche Organbezirke verschieden früh festgelegt werden (Spemann, Harrison und Braus [für Körperflüssigkeiten] nachgewiesen), und sein Inerscheintreten wird auch durch äußere Umstände wohl beeinflusst werden können. Sehr stark ist das Individualdifferential schon bei achttägigem Vogelgewebe ausgeprägt. Wird dieses wieder in die gleiche Spezies eingepflanzt, so wird eine sehr heftige Lymphocyten- und Fibroblasten-Reaktion angeregt, die immer zur endlichen Absorption des Implantats führt (Saltykow, Erdmann). Leo Loeb hat dies bei Säugetieren für die verschiedensten Organe eben geborener Tiere festgelegt und findet sogar Unterschiede im Ertragen der homoioplastischen Transplantation bei eng verwandten Tieren. Gewisse einschneidende Unterschiede in der Lymphocyten-, der Fibroblasten- und der Gefäßbildungsreaktion sind bei engerer oder weiterer Verwandtschaft nachzuweisen. Es verpflanzt sich leichter von Mutter auf Tochter als von Bruder auf Schwester oder Schwester auf Schwester. Die Geschlechtsdifferenz scheint keine Rolle zu spielen. Schwieriger wird es sich auf Urenkel überpflanzen lassen, als auf Enkel, und doch ist hier bei einer genetisch noch zu verfolgenden Familie eine leichtere Übertragbarkeit erwiesen, als in Familien, die zwar zur gleichen Spezies gehören, aber deren intimer Familienzusammenhang nicht bekannt ist.

Phylogenetisch findet sich eine scharfe Sonderung in der Klasse der Amphibien: im Gegensatz zu den Urodelen ist das Individualdifferential bei

den erwachsenen Anuren sehr stark ausgeprägt, wie die homoioplastische Transplantation der erwachsenen Haut in diesen Gruppen zeigt. Triton verträgt die homoioplastische Transplantation sehr gut (Taubé 1921), Rana im allgemeinen nicht. Schöne, Winkler, Weigl und Schulz berichten verschiedene Ergebnisse bei gleichen Experimenten. Die Technik ist bei dieser homoioplastischen Hauttransplantation so einfach, daß der verschiedene Ausfall der Ergebnisse nicht allein hierauf geschoben werden kann.

Im Gegensatz steht dies, wie gesagt, zu den Urodelen, bei denen, embryonal und erwachsen, nicht nur homoioplastisch sondern auch heteroplastisch übertragen werden kann, wie es jetzt vollendet 1921 von Taubé bei dem erwachsenen Triton cristatus einerseits und Triton cristatus und alpestris andererseits für die Beinhaut gezeigt worden ist. Dieser tiefgehende Unterschied zwischen Anuren und Urodelen erscheint taxonomisch unverständlich. Beide Gruppen gehören doch derselben Klasse an. Dieser eigenartige Gegensatz, der bis jetzt noch nicht betont worden ist, schien es wünschenswert zu machen, die Transplantationsmöglichkeiten zwischen den Genera der Anurenfamilien festzustellen, und weiter zwischen den Anurenfamilien selbst.

Alle Arten der nicht homoioplastischen Transplantation nennt man ja leider heteroplastisch. Man denkt nicht daran, daß die größere oder kleinere Entfernung in der systematischen Stellung der Versuchstiere zugleich auch ein Index der leichteren oder schwierigeren Transplantierbarkeit zweier Individuen ist. Kann man ohne weiteres eine Überpflanzung von Bufo vulgaris-Haut auf Rana esculenta mit einer Überpflanzung von Rana esculenta var. lessona-Haut auf Rana esculenta var. ridibunda vergleichen? Ist dies noch eine homoioplastische Transplantation oder ist sie heteroplastisch wie die Transplantation zwischen Rana arvalis Haut und Rana esculenta? Sowie die Grenzen der Art fließend sind, ist die taxonomische Bezeichnung nicht ausreichend. Hier müssen die Serologie und die Methode der Transplantation einsetzen.

Zuerst galt es eine absolut sichere Technik zu finden. Schon durch meine langjährigen Transplantationsversuche mit embryonalen 10-14 Tage lang explantiertem Hühnergewebe wurde es klar, daß selbst in Warmblütlern so vorbehandelte Zellen länger den zerstörenden Einflüssen der Wirts-Lymphocyten und Fibroblasten widerstehen können als nicht vorbehandeltes Gewebe. Diese Erfahrung wurde für das Froschgewebe verwandt und zuerst für die homoioplastische Transplantation unter meiner Leitung von Herrn Dr. Gassul verwertet.

Durch das Verweilen von kleinen Stückchen Froschhaut in geeigneten Medien außerhalb des Körpers kann das Individualdifferential des betreffenden Hautstückes umgestimmt werden. Was hier chemisch-physikalisch geschieht, ist noch nicht untersucht. Es steht aber fest, daß die Einheilungsmöglichkeit solcher in vitro gezüchteter Hautstücke sehr viel günstiger ist als diejenige frisch entnommener Hautstücke. Die explantierten Hautstücke sind

wochenlang den Einflüssen der individuellen Körperflüssigkeit, die täglich neu die Zellen dieses Hautstückes, als sie noch im Zusammenhang mit ihrem Wirt waren, umspülte, entzogen. So heilten ca. 150 Explantate ohne jede Schwierigkeit homoioplastisch ein. Die Verbindung des Explantats mit der neuen Wirtshaut ist vollkommen. Ein eben frisch angesetztes Explantat zeigt scharfe Ränder. Es umgibt sich im Laufe der Züchtung im Froschplasma mit neugebildeten Zellen, die Mitosen zeigen, aber pigmentarm sind. Fünf bis sechs solcher Stücke werden zugleich in die Wunde gesetzt und füllen sie gut aus. Wir üben hier also Mikroplastik, genau so wie von Rössle bei der autoplastischen Transplantation von Menschenhaut, wie man sagt, kleinste Stückchen ausgesät werden. Während des Verweilens im Explantat häutet sich nun das Stück Froschhaut. Es besitzt infolgedessen weniger epidermale Schichten als das Wirtsgewebe und ist daran kenntlich. Jeder Schnitt zeigt die Grenzen des eingheilten Explantats. Die Grenzen zwischen Wirtsgewebe und Explantat sind kenntlich. Ein Wall von Melanophoren trennt beide. Die Anordnung des Bindegewebes ist lockerer und Drüsen fehlen dem Explantat fast immer. Nimmt man aber — und das geht aus einer Tabelle von Herrn Dr. Gassul hervor — kein Froschplasma, Lymphe oder Augenkammerwasser vom Frosch, sondern Rattenplasma, so heilen die Explantate nicht ein. Gassuls Experimente sind nicht darauf hin angestellt worden, um die lange Erhaltungsdauer der Implantate zu prüfen. Im Vordergrund stand die genaue histologische Untersuchung. Infolgedessen wurde das Implantat sehr bald excidiert. Aber über die sogenannte kritische Zeit, die nach Schöne 20–30 Tage währt, blieben auch bei Gassul die Implantate erhalten. Wahllos war in Gassuls Experimenten das Nährmedium von irgend einem Frosch derselben Spezies genommen. Dies erwies sich als nicht die Einheilungsfähigkeit schädigend. Fassen wir diese Ergebnisse zusammen, so ist bewiesen, daß durch vorangehende Explantation im speziesgleichen Medium die nachfolgende Einheilung erleichtert wird bei homoioplastischer Transplantation, daß aber eine vorangehende Explantation im speziesfremden Medium der Einheilung schadet.

Ich selbst habe nun an vielen Versuchsreihen die Transplantierbarkeit der Haut von nicht speziesverwandten Tieren der Anurenfamilie vermittels der Explantationsmethode geprüft. Nach manchen Mißerfolgen habe ich Regeln gefunden, nach denen man mit Sicherheit Haut von einer Froschspezies auf die andere verpflanzen kann. Es mußte sowohl die Art der Medien als auch die Zeitdauer, welche das speziesfremde Hautstück außerhalb des Gebers zu leben hat, planmäßig festgestellt werden, ehe es in den neuen Nehmer eingepflanzt werden kann. So wurde zuerst bei *Rana esculenta* var. *lessonia* Haut von *Rana arvalis* eingepflanzt. *Rana esculenta* zeichnet sich durch einen nicht mit schwarzem Pigment beladenen Rückenstreifen aus. Hier ist ein Stück braune Arvalishaut auf den ungefärbten Esculenta-Rücken-

Transplantationsmöglichkeiten.

	Autoplastisch	Homoioplastisch		Heteroplastisch (der Grad der Heteroplastik ist nicht beachtet)	
		embryonal	erwachsen	embryonal	erwachsen
Würmer	in vielen Klassen möglich, aber nicht überall experimentell festgesetzt	—	möglich (11 Monate Dauer beobachtet)	—	möglich (höchste Einheilungsdauer oder Zusammenheilungsdauer 8—9 Monate aber funktionell tätig)
Coelenteraten		larval möglich	dauernd möglich	larval möglich	dauernd möglich
Echinodermen		larval möglich	möglich	larval möglich dauernde Vereinigung bis nach Metamorphose	möglich larvale Vereinigung, wird im erwachsenen Tiere funktionsfähig
Insekten		möglich	möglich	—	—
Amphibien Urodelen	möglich	sicher bis nach Metamorphose	anscheinend dauernd (Uhlenhuth, Taube, 7 Monate Stockard)	lange nach Metamorphose möglich	wahrscheinlich dauernd, viele Monate lang beobachtet
Anuren	möglich	sicher bis nach Metamorphose (Brauns)	nicht dauernd (Schorene), dauernd (Schulz, Winkler)	nicht lange nach Metamorphose möglich (13 Tage beobachtet Harrison)	nicht dauernd, aber ca. 100 Tage lang
Fische	möglich	larval möglich	—	larval möglich	nicht dauernd möglich
Reptilien	möglich	—	möglich, aber nicht dauernd	—	möglich, aber nicht dauernd
Vögel Säugetiere	möglich möglich	nicht möglich nicht möglich	nicht möglich, aber embryonales Gewebe widerstandsfähiger, oft auch nach Organen (Ovar bis zu drei Jahren) und Verwandtschaftsbeziehungen Verschiedenheiten der Erhaltungsdauer sicher. (Schöne bei Mäusen syngenioplastische Hautverpflanzung gelungen)	—	—

Dauernd = morphologisch erkenntlich und funktionell tätig.

— = keine Versuche bekannt.

Unter embryonaler Transplantation sollen hier keine Bastardierungserscheinungen verstanden werden, wie von einigen Autoren getan. Auf Unterschiede und Ähnlichkeiten der Verschmelzung von Geschlechtszellen und der Chimärenbildung wird in der im Arch. f. Entw. erscheinenden Arbeit hingewiesen.

streif gesetzt. Dieses Tier ist nach 42 Tagen photographiert. Das Explantat besteht aus fünf kleinen Stücken, die so zusammengefügt sind, daß sie einem der anderen schwarzen Esculenta-flecken in der Form gleichen. Er ist aber durch die bräunliche Tönung schon makroskopisch als Arvalishaut kenntlich. Später kann es vorkommen, wie ich bei einem anderen Tier beobachtete, daß das braune Pigment nicht nur erhalten bleibt, sondern daß es sich in der Umgebung der explantierten Stücke findet. Diese Explantate waren so vorbehandelt. Sie waren zuerst im *Rana arvalis*-Plasma gezüchtet, hierauf kamen sie in Esculenta-Augenkammerwasser, und zuletzt in Esculenta-Plasma. Hierauf wurde das Stück, das sich sechs Tage außerhalb des Arvaliskörpers befunden hatte, in die *Rana esculenta* eingesetzt. Das Augenkammerwasser wird aus dem Grunde zwischen die beiden Plasmen geschoben, weil wie bekannt, bei fast allen Tierarten das Augenkammerwasser am chemisch indifferentesten ist. Die gleichen Experimente habe ich nun mit *Rana temporaria* und *Rana esculenta* ausgeführt. Da mir in diesem Jahre nicht weitere Spezies zugänglich waren, habe ich mich gleich der Transplantation der Haut von Bufoniden auf den Frosch zugewandt. Dies ist natürlich ein sehr weiter Sprung. Aus aufgestellten Kurven sieht man, wie lange Zeit nötig ist, bis die Krötenhaut außerhalb des Körpers soweit sich von ihrem Spezies-differential befreit hat, bis sie in die neue Spezies *Rana* eingepflanzt werden kann. Es gelang also eine Transplantation von Krötenhaut (*Bufo vulgaris*) auf *Rana esculenta* var. *ridibunda*. Ein lebendes Exemplar kann ich jetzt nach acht Monaten vorführen. Die Einheilung geht absolut glatt vor sich, wenn nur die richtige Vorbehandlung gewählt wird. Es ist nicht genug, daß die Krötenhaut zwölf Tage außerhalb des Körpers bleibt, am besten ist ein Zeitraum zwischen 20 und 24 Tagen. Aber auch hier werden noch zum Teil einige Implantate abgestoßen. Bei mir waren es ungefähr ein Viertel der Versuchstiere, die noch ziemlich spät einige Hautstückchen ausstießen.

Um es vorwegzunehmen, hatte ich sehr schlechte Erfolge bei der Verpflanzung von Unkenhaut auf den Frosch. Bis heute ist es mir nicht gelungen ein Verfahren zu finden, das die Froschhaut befähigt, die Unkenhaut zu ertragen. Wohl aber hatte ich einige vorläufige Experimente ausgeführt, die zeigen, daß es verhältnismäßig leichter ist, Unkenhaut auf die Kröte zu übertragen. Da ich noch nicht genügend Experimente ausführen konnte, so möchte ich nur ganz vorsichtig die Meinung aussprechen, daß die Unken weiter strukturell von den Raniden abstehen müssen, als die Bufoniden, daß also die Pelobatiden den Bufoniden näher stehen. Die Lücken in meiner Beweisführung werden in den nächsten Jahren ausgefüllt werden müssen, heute kann ich nur mit Sicherheit sagen, daß strukturell die Grasfrösche von den Seefröschen weniger weit verschieden sind, als beide von den Bufoniden. Ich gehe mit Absicht jetzt noch nicht auf die herrschenden systematischen Anschauungen ein. Ein Punkt ist noch der Erörterung wert. Woher kommt

es, daß das Explantat, das sich so lange außerhalb des Körpers befunden hat, besser einheilt als ein Implantat, das direkt von einem anderen Tiere genommen ist? Hierüber lassen sich nur Vermutungen äußern. Erstens ist der Stoffwechsel des Explantates herabgesetzt, zweitens wird durch den häufigen Wechsel der Medien aller vorhandener Abbaustoff ausgeschwemmt. Baut dann ein solches Stück in dem heterologen Medium langsam wieder Plasmamasse an, so wird das Individualdifferential dieses Stückes umgestimmt sein und kann dadurch die Körperflüssigkeiten des neuen Wirtes, für die es umgestimmt ist, besser vertragen. Ich halte diese Erklärung für annehmbarer als die von Oppel angenommene, daß die Funktionslosigkeit den Grund für das leichtere Implantieren von Explantaten gibt.

Die Methode, das Individualdifferential, das Speziesdifferential und das Familiendifferential zu brechen, wird sich natürlich je nach dem Objekt verändern müssen, und es wird von großem Interesse sein zu untersuchen, ob auch innerhalb einer gesamten Tierklasse oder eines Tierstammes sich die Differentiale so umstimmen lassen, daß die Zellen untereinander in dem ganzen Stamm ertragen werden können. Die Bausteine, aus denen das Plasma bestehen kann, können nur durch Umgruppierung ihrer Moleküle sich unterscheiden. Sind nun die Bausteine in allen Tierstämmen die gleichen oder sind die Unterschiede so tiefgreifend, daß für jeden Stamm eine bestimmte Gruppenorientierung sich vorfindet, die wohl vertauscht werden kann, aber in irgend einer Form vorhanden sein muß? Sind diese Untersuchungen getrennt für alle Tierstämme ausgeführt worden, so wird sich vielleicht auch ein Schluß auf die monophyletische oder poliphyletische Entstehung des Tierreichs ziehen lassen.

Diskussion: Herr Koppany-Wien, Herr Winkler-Wien und die Vortragende.

Fräulein A. Blum-Berlin-Dahlem: Weitere Versuche zur Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses bei Säugetieren¹⁾.

Blum hat im vergangenen Jahre einen Versuch veröffentlicht, in dem es erstmalig auf Grund unserer heutigen Anschauungen über den Mechanismus der Geschlechtsbestimmung gelungen war, das Geschlechtsverhältnis bei Säugetieren erheblich zu verschieben. Alkoholisierung (durch Injektion) des Männchens der weißen Maus ließ die Männchenziffer von rund 80 auf 122:100 steigen. Sie hat nun entsprechende Versuche am gleichen Objekt mit Yohimbin, hydrochlor. Spiegel und Coffein. natriosalicyl. angestellt.

Yohimbinisierung des Männchens bewirkte einen Anstieg der Männchenziffer von 80 auf 120, während Yohimbinisierung des Weibchens ohne jeden

¹⁾ Erscheint im Archiv für Rassenbiologie.

Einfluß auf das Geschlechtsverhältnis blieb. Die Zahlen halten der rechnerischen Zufallsprüfung stand.

Coffeinisierung des Männchens ließ bei gleichzeitig erhöhter Sterblichkeit der behandelten Tiere (Coffeinvergiftung) die Männchenziffer zunächst etwas sinken. Darauf erfolgte unter Abnahme der Sterblichkeit eine Rückkehr zum normalen Geschlechtsverhältnis und dann ein plötzlicher steiler Anstieg der Männchenziffer bis 126; danach wiederum leichtes Absinken. Bluhm bringt diese Erscheinung mit einer Gewöhnung an das Coffein in Zusammenhang. Anfänglich verhinderte die Giftigkeit des Mittels, daß dessen plasma-erregende Wirkung in die Erscheinung treten konnte. Nach Anpassung an das Gift konnte sich diese Wirkung entfalten, die Beweglichkeit der Samenzellen nahm zu, und zwar bei den Männchenbestimmern in erheblich höherem Grade als bei den Weibchenbestimmern. Dann trat wiederum eine gewisse Gewöhnung auch an diese Reizwirkung ein und die Männchenziffer begann wiederum leicht zu sinken. Coffeinisierungsversuche an Weibchen sind im Gange. Bluhm sieht in ihren Versuchen eine erhebliche Stütze der Anschauung, daß bei Säugetieren eine Heterogameteie auf seiten des Männchens besteht. Da unter Berücksichtigung der Wurfgrößen und der stärkeren Jugendsterblichkeit der Männchen die Erhöhung der Männchenziffer durch Vergiftung des Männchens sich nur durch die Annahme erklären läßt, daß Yohimbin und Coffein die Beweglichkeit der Männchenbestimmer stärker gesteigert haben als diejenige an Weibchenbestimmern, so glaubt Bluhm, daß ihre Versuche gleichzeitig eine Stütze für die Hypothese von Lenz bilden, daß bei der Verschiebung des theoretischen Geschlechtsverhältnisses in der Natur die verschiedene physiologische Beweglichkeit der beiden Spermienarten eine Rolle spielt und daß diese funktionelle Verschiedenheit vielleicht mit dem verschiedenen Chromatingehalt der beiderlei männlichen Keimzellen zusammenhängt. Bluhm glaubt nicht mit Witschi, daß die Geschlechtsbestimmung durch im Geschlechtschromosom lokalisierte Erbfaktoren nur einen möglichen Typus darstellt, sondern daß sie der allgemeine Typus ist und daß es sich bei Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses durch das Milieu nicht um eine primäre Bestimmung, sondern um eine nachträgliche Umstimmung des Geschlechts bei solchen Organismen handelt, bei denen eine große Labilität bezüglich der Entfaltung der Charaktere des einen oder anderen Geschlechts besteht.

Diskussion: Herr J. Bauer-Wien und die Vortragende.

Schluß der Sitzung 1 Uhr.

In den Mittagsstunden fanden im II. Zoologischen Institut der Universität die folgenden Demonstrationen statt:

Herr O. L. Mohr-Kristiania: **Deficiency bei *Drosophila melanogaster*.** (Vergl. den Vortrag.)

Herr H. Nachtsheim-Berlin: Die Chromosomenverhältnisse von *Drosophila melanogaster*, nach Originalpräparaten von C. B. Bridges.

Es wurden Präparate von normalen Weibchen und Männchen demonstriert, wie auch solche von Non-disjunction-Individuen, Haplo-fourth- und triploiden Individuen.

Herr J. Seiler-Schlederlohe: Die Parthenogenese der Psychiden. (Vergl. den Vortrag.)

Herr H. Nachtsheim-Berlin: Temperaturmodifizierte Weibchen sowie Männchen und Gynandromorphe von *Dixippus morosus*. (Vergl. den Vortrag.)

Herr O. Storch-Wien: Parthenogenese und Eireifung der heterogenen Rädertiere.

Durch Naturbeobachtung und Züchtungsversuche ist festgestellt worden, daß bei den Rädertieren, soweit sie Generationswechsel besitzen, zwei Kategorien von Weibchen unterschieden werden können. Die eine Kategorie, die aus dem Dauerei hervorgeht und durch eine ganze Reihe von anschließenden Generationen noch gebildet werden kann, zeigt stets obligate Parthenogenese (die sog. Weibchenweibchen), bis endlich, als Abschluß eines solchen Entwicklungszyklus, die zweite Weibchenkategorie auftritt, die fakultativ parthenogenetisch ist (die sogen. Männchenweibchen). Diese zweite Weibchenkategorie liefert Männchen, wenn, oder solange die Tiere unbefruchtet bleiben, aus ihren befruchteten Eiern jedoch gehen Dauereier hervor, aus denen sich nach einer Ruheperiode wieder Weibchen, und zwar solche der ersten Kategorie entwickeln. In diesem zweiten Falle liegt also ein Geschlechtsbestimmungstypus vor, wie er von den Bienen und anderen Hymenopteren her allgemein bekannt ist.

Es wurde viel Zeit und Mühe darauf verwandt, durch Experimente zu eruieren, welche Ursachen wirksam sind, um die Tiere aus der parthenogenetischen Fortpflanzung zur geschlechtlichen zu bringen, wobei wohl auch häufig eine Verwechslung dieses tatsächlich vorliegenden Problems mit dem der Geschlechtsbestimmung unterlief. Ein klares Ergebnis dieser Untersuchungen liegt bisher nicht vor, ebenso wie auch einstweilen noch eine genauere Feststellung der diesen beiden Weibchenkategorien und ihren Eisorten zugrundeliegenden Unterschiede fehlt. Das Einzige, was man bisher in dieser Beziehung wußte, war, daß Whitney in einer kleinen Arbeit wahrscheinlich machte, daß bei *Hydrotia* die Eier der Weibchenweibchen bei der Reifung diploid bleiben, während die Eier der Männchenweibchen eine normale Reifung durchmachen und somit haploid werden.

Ich konnte nun, dank einer neuen Präparationsmethode, die es gestattet, die Ovogenese an Totopräparaten der Tierchen zu studieren, bei *Asplanchna priodonta* den vollständigen Werdegang aller drei Eisorten, des parthenogenetischen ♀-Eies, des parthenogenetischen ♂-Eies und des

befruchteten Dauereies aufklären. Das ist deshalb ein ziemlich schwieriges Unternehmen, weil bei den Rotatorien, im Gegensatz zu den meisten übrigen Metazoen, sich immer nur ein einziges Ei im Wachstumsstadium befindet und deshalb ein außerordentlich großes Material durchgearbeitet werden muß.

Ich konnte feststellen, daß die beiden ♀-Kategorien sich durch den Bau der im Ovarium gelegenen Eizellen leicht erkenntlich voneinander unterscheiden. Es ist bekannt, daß die Zellteilungen in der Entwicklung der Rädertiere frühzeitig zum Abschlusse kommen und so das erwachsene Tier durch eine ganz bestimmte Zellenzahl ausgezeichnet ist. Das gleiche Verhalten findet sich auch bei den Eizellen, so daß sowohl bei erwachsenen Tieren als auch bei schon differenzierte Organe besitzenden Embryonen das Ovarium sich nur aus Ovocyten aufbaut. Und diese Ovocyten nun zeigen durchgehends zwei Ausbildungsformen, je nachdem sie der einen oder der anderen ♀-Kategorie angehören. Der Unterschied betrifft vor allem den Kern. In den obligat parthenogenetischen Weibchen zeigen die jüngsten Ovocytenkerne insofern ein eigentümliches atypisches Verhalten, als sich alle ausschließlich im Ruhestadium befinden und ein ziemlich dichtes und fast achromatisches Kernnetz zeigen. Von den sonst in Metazoengeschlechtszellen dieses Stadiums üblichen Kernveränderungen, die man als Chromatinreifung oder synaptische Prophase zu bezeichnen pflegt und die als Vorbereitung für die Reduktionsteilung aufzufassen sind, ist keine Spur vorhanden. — In auffälligem Gegensatz dazu stehen die jungen Ovocyten der zweiten ♀-Kategorie. Hier sind die Kernschleifen überall herausgebildet und zeigen die verschiedenen Bilder, die unter dem Namen Leptotaen-, Diplotaen-, Amphitaen-, Bukettstadium usw. gehen. Noch ein zweiter sehr merkwürdiger Unterschied obwaltet zwischen den beiden Ovocytenarten. Diejenigen der ersten ♀-Kategorie, welche den Ruhekern besitzen, zeigen der Kernmembran außen ansitzende, stark chromatisch färbbare Körper in im Laufe der Entwicklung wechselnder Zahl, Größe und Gestalt (sog. Membrankörper). Durch das Vorhandensein dieser Membrankörper, die in ungefärbtem Zustande stark lichtbrechend sind, erhalten die entsprechenden Ovarien ein charakteristisches, in den Totopräparaten schon bei verhältnismäßig schwacher Vergrößerung leicht erkennbares Gepräge. Die Ovocyten der zweiten ♀-Kategorie dagegen zeigen diese Membrankörper außerordentlich schwach entwickelt, wodurch der Unterschied zwischen diesen beiden Ovocytenarten noch prägnanter wird.

Der Unterschied zwischen diesen beiden Ovocytenarten, der schon in den jüngsten Stadien in dargetaner Weise so außerordentlich ausgeprägt ist, bleibt während des später einsetzenden Wachstumsstadiums ununterbrochen in schärfster Weise aufrecht. Die Ovocyten der ersten ♀-Kategorie behalten während dieser ganzen Zeit den Ruhekern bei, erst bei beendigem Wachstum, wenn der Kern an die Peripherie tritt, um die einzige Reifungsteilung durchzumachen, geht er in eine rasch durchgeführte, einer somatischen durchaus

entsprechende Prophase ein, der sofort die Metaphase folgt. Und dabei zeigt sich noch folgendes merkwürdige Verhalten. Erst zu dieser Zeit tritt das Zellzentrum in Form einer Strahlung auf. Aber diese entsteht weit entfernt vom Kern im Einnieren und tritt erst später beim Übergang des Eikerns in die Metaphase mit diesem in Verbindung. Nur der Kern teilt sich, das Zentrum bleibt ungeteilt und übt, indem es sich dann mit dem inneren Kernpol verbindet, eine eigentümliche Wirkung auf die achromatische Kernfigur aus. Es kommt nicht zur Ausbildung einer Kernspindel, sondern eines Kegels, der mit breiter Basis der Eiperipherie aufsitzt und dessen ins Innere gerichtete Spitze von der Sphäre eingenommen wird. Ein solcher Reifungskegel scheint bei Rädertierchen weiter verbreitet zu sein, er wurde auch bei *Synchaeta pectinata* festgestellt.

Zur Erklärung dieses eigentümlichen Reifungskegels mag folgendes angeführt werden. Die einzige Reifungsteilung dieser Eisorte ist Äquationell, der einzige wesentliche Inhalt der Reifungsteilung, die Chromosomenreduktion, herausgefallen, das Ei bleibt diploid, der ganze Vorgang ist nur ein rudimentärer Prozeß. Doch zeigen Kern und Zellzentrum einen verschieden hohen Grad dieser Rudimentation. Während der Kern, gleichsam das konservativere Element, in zäherem Festhalten an früher Geübtem noch zu einer, dem Inhalte nach wohl bedeutungslosen, Teilung schreitet, hat sich das Zentrum davon schon voll emanzipiert. So kommt es zu einem diskrepanten Verhältnis zwischen Kern und Zentrum und dadurch zu einer atypischen achromatischen Figur. Ein ähnliches Mißverhältnis im Gebaren von Kern und Zentrum bei abortiven Reifeteilungen diploid verbleibender Eier ist auch schon bei anderen Objekten beschrieben worden, ohne daß eine Deutung versucht wurde. —

Es mag nebenher kurz erwähnt werden, daß eine ganze Anzahl von den obigen Feststellungen widersprechenden Angaben bezüglich der Entwicklung parthenogenetischer Eier in der Literatur vorhanden ist. Vor allem wurde bei verschiedenen Objekten eine synaptische Prophase beschrieben, trotzdem später Äquationsteilung erfolgt und die Eier diploid bleiben. Es soll hier hervorgehoben werden, daß dessen ungeachtet alle diese Fälle unter den gleichen Gesichtspunkt gehören, daß aber die Rudimentation des in normalen Geschlechtszellen die Reduktionsteilungen vorbereitenden und einen integrierenden Bestandteil derselben bildenden Prozesses der Chromatinreifung in den parthenogenetischen, diploid verbleibenden Eiern bei den verschiedenen Objekten einen verschieden hohen Grad erreicht hat. Bei *Asplanchna* selbst ist ja die Reminiszenz an die einmaligen geschlechtlichen Vorgänge noch nicht ganz erloschen, indem ja immer noch eine Quasi-Reifungsteilung erfolgt. —

In vollem Gegensatz dazu steht die Entwicklung der zweiten Kategorie. Diesem Ei stehen zwei Entwicklungsmöglichkeiten offen, da es fakultativ parthenogenetisch ist. Aber die Kernmetamorphose ist im partheno-

genetischen ♂-Ei und im befruchteten Dauerei übereinstimmend. Es bildet sich während des Eiwachstums ein Diakinese Kern mit deutlichen acht Tetradenchromosomen aus, es werden zwei normale Reifeteilungen durchgeführt, diese Eisorte wird haploid und entspricht in allem Wesentlichen dem typischen Metazoonei. Findet Befruchtung statt, so tritt sie außerordentlich frühzeitig, kurz nach begunnenem Eiwachstum, ein, und durch sie wird eine dem ♂-Ei gegenüber differente Entwicklung des Dauereies bedingt, die vor allem in einem weit stärkeren Eiwachstum besteht.

Der Unterschied zwischen den beiden Eisorten von *Asplanchna* liegt also darin, daß der ganze Sexualvorgang, der sich sonst in den typischen Metazoengeschlechtzellen abspielt, in der einen Eisorte zum Ausfall kommt. Wenn wir den Geschlechtvorgang, der sich stets, in einzelne Teilakte zerlegt, nämlich aufeinanderfolgend als Chromatinreifung, Reduktionsteilungen und Kernverschmelzung, abspielt, in seiner Gesamtheit als Mixis bezeichnen, so wären die Eizellen der zweiten ♀-Kategorie zusammen mit den normalen Metazoengeschlechtzellen als typisch miktische Eizellen, die der ersten ♀-Kategorie als amiktische Eizellen anzusprechen. Unter Amixis ist dabei der vollständige Ausfall des Geschlechtvorganges aus Zellen zu verstehen, die mit miktischen Zellen der Geschlechtsgeneration homolog sind.

Damit ist ein Teil des Problems in der Fortpflanzungsbiologie der heterogenen Rädertiere geklärt. Die obligat parthenogenetischen Weibchen erzeugen amiktische Eizellen, sind amiktische Weibchen, die sexuparen, fakultativ parthenogenetischen erzeugen miktische Eier, sind miktische Weibchen. Hat man also ein Mittel in der Hand, die Rädertiere zur Hervorbringung von Männchen und Dauereiern willkürlich zu zwingen, so ist damit ein Mittel gegeben, die Durchführung des Sexualaktes, die Mixis, in den Eizellen zu veranlassen, die mit der Chromatinreifung in den jüngsten Ovocyten einsetzt. Man könnte also damit direkt das Verhalten der Chromosomen beeinflussen. Aber das Ergebnis dieser Untersuchungen verdient noch aus einem anderen Grunde erhöhtes Interesse. Es zeigen nicht nur die drei verschiedenen Eisorten im gereiften Zustande eine deutliche Verschiedenheit — zumindest in der Größe —, sondern gerade die zwei diploiden Eisorten, das amiktische, diploid verbliebene und das befruchtete, frisch diploid gewordene Ei machen eine wesentlich verschiedene erste Entwicklung durch. Was ist das Determinierende für diesen verschiedenen Entwicklungsweg? Für das Studium dieser Frage ist die vorliegende Untersuchung erst eine Vorarbeit¹⁾.

Die Firma Leitz-Wetzlar veranstaltete eine Ausstellung mikrotechnischer Apparate.

¹⁾ Die ausführliche Arbeit erscheint demnächst in den *Zoolog. Jahrb., Abt. Anat.*

6. Sitzung.

Vorsitz: Herr Rüdin-München. Beginn der Sitzung 3³⁰ Uhr.

Fräulein K. Bonneye-Kristiana: Zur Frage der Vererbung der Papillarzeichnung.

Als Grundlage einer Diskussion der Frage über Vererbung der Papillarmuster sind zweierlei Vorarbeiten nötig, erstens eine statistische Untersuchung über die Verteilung verschiedener Papillarmustertypen auf jeden einzelnen der zehn Finger und zweitens eine analytische Betrachtung phänotypischer Variationen der Papillarmuster.

Die statistische Untersuchung hat als Resultat ergeben, daß zwischen verschiedenen Menschenrassen charakteristische Unterschiede bestehen mit Bezug auf das zahlenmäßige Auftreten der einzelnen Papillarmustertypen. So kommen bei gewissen ostasiatischen Völkern Wirbel in auffallend viel höherem Prozentsatz vor als bei Norwegern und Engländern, während andere Rassen, z. B. Italiener in dieser Beziehung eine mittlere Stellung einnehmen. Bogenmuster kommen, auf der anderen Seite, bei den erwähnten nord-europäischen Rassen viel häufiger vor als bei den ost-asiatischen.

Inbetreff der Verteilung jedes Muster-Typus auf den einzelnen Fingern besteht jedoch zwischen allen untersuchten Menschenrassen eine auffallende Übereinstimmung, indem wir stets auf ersten und vierten Fingern rechter Hände die meisten Wirbelmuster finden, während sowohl die Bogen als auch die radialen Schleifen auf Dig. II sehr auffallende Maxima zeigen.

Die Analyse der phänotypischen Variationen der Fingermuster ergibt als Resultat eine Zusammensetzung derselben aus einer Reihe unter sich unabhängig variierender Komponenten. So hat sich der quantitative Wert der Papillarmuster, d. h. ihre mehr oder weniger vollkommene Entwicklung, als unabhängig erwiesen von ihrem Bauplan, der an und für sich wieder aus wenigstens zwei unabhängig variierenden Komponenten zusammengesetzt ist: erstens die zirkuläre oder die elliptische Form, und zweitens die mehr oder weniger deutlich zutage tretende Tendenz zur Doppelschleifenbildung. Es ist sogleich auffallend, daß nahe verwandte Personen, besonders auch identische Zwillinge, einen mehr oder weniger ähnlichen Bauplan ihrer Papillarmuster aufweisen. Auch scheint der quantitative Wert der Papillarmuster für jedes Individuum genotypisch bestimmt zu sein, indem bei identischen Zwillingen oder sogar bei ganzen Familien entweder sehr hohe oder sehr niedrige Werte gefunden werden können. Bei jedem Individuum jedoch dokumentiert sich mit wenigen Ausnahmen dieselbe Eigentümlichkeit, die bei der statistischen Behandlung des Materials konstatiert wurde: ein charakteristischer Unterschied der verschiedenen Finger, und zwar so, daß erste und vierte Finger die höchsten, zweite Finger häufig die niedrigsten quantitativen Werte aufweisen.

Eine eingehende Untersuchung des Verhaltens jeder der erwähnten drei Komponenten der Papillarmuster hat die Annahme ihrer Erbllichkeit vollauf bestätigt.

Der quantitative Wert vererbt sich in einer Weise, die mit der Annahme einer Anzahl (5?) polymerer Erbfaktoren sehr wohl übereinstimmt.

Der Erbtypus der zirkulären oder elliptischen Form, sowie derjenige der Tendenz zur Doppelschleifenbildung lassen sich auf Grundlage des jetzt zur Verfügung stehenden Materials wohl nicht sicher bestimmen. Doch scheint es nicht unwahrscheinlich zu sein, daß die elliptische Form der zirkulären gegenüber sich als dominierend erweisen wird, und daß ein ähnliches Verhalten auch zwischen Tendenz zur Doppelschleifenbildung (dominierend) und dem regulären Bauplan existiert.

Die Untersuchung einer Anzahl identischer Zwillinge hat die oben erwähnten Resultate bestätigt.

Herr K. H. Bauer-Göttingen: Über die Erbbiologie der Hämophilie und deren Bedeutung für unsere Vorstellungen von der Natur der Gene.

Die empirische Vererbungsregel der Hämophilie, wonach nur Männer Bluter sind, die Krankheit aber nicht vererben, während nur Frauen vererben, selbst aber gesund sind, wird von den meisten Genetikern mit der geschlechtsgebunden-rezessiven Vererbung erklärt.

Diese Deutung versagt jedoch gegenüber der Tatsache, daß einwandfrei überhaupt noch niemals kranke Frauen beobachtet worden sind. Das aber müßte zu erwarten sein, zum mindesten in den Fällen einer Ehe zwischen einem Bluter und einem Konduktor, wenn also das Gen Hämophilie von beiden Eltern her in die Vererbung eintritt.

Es existieren sechs Beobachtungen, bei denen eine solche Vereinigung eines Blutlers mit einem Konduktor angenommen werden muß. Ein absolut einwandfreier Fall findet sich in der berühmten Familie Mampel, in der ein Bluter seine Kusine heiratete, die nach dem Stammbaum als sicherer Konduktor angesprochen werden muß. Diese Bluter-Konduktorehe war nun mit nicht weniger als sechs Töchtern gesegnet. Wäre die Theorie der geschlechtsgebunden-rezessiven Vererbung allein hinreichend zur Erklärung der Hämophilievererbung, so müßten rein theoretisch mindestens drei Töchter den Faktor homozygot enthalten, also manifest hämophil sein. In Wirklichkeit sind aber alle sechs Töchter gesund. Es bleibt also immer die Frage bestehen: Warum erkranken überhaupt niemals Frauen?

Die Lösung dieses strittigen Punktes dürfte wohl in der Deutung des Gens Hämophilie als Letalfaktor gegeben sein.

Überhaupt denkbar sind hierfür nur drei Kombinationsmöglichkeiten: Mann Bluter — Frau gesund; Mann gesund — Frau Konduktor; Mann Bluter — Frau Konduktor.

An der Tatsache, daß bei der letzten Kombination, trotzdem das Gen Hämophilie von beiden Eltern in die Vererbung eintritt, keine kranken Töchter resultieren, zusammen mit der Tatsache, daß überhaupt noch niemals einwandfreie weibliche Bluter beobachtet worden sind, scheitert die bloße geschlechtsgebunden-rezessive Vererbung. Die Deutung des Gens Hämophilie als Letalfaktor, der in homozygoter Form, also in doppelter Dosis, das Produkt von vornherein dem Tod verfallen sein läßt, erklärt erstens die Tatsache, daß Bluter-Konduktorehen nur gesunde Töchter haben, zweitens die Tatsache, daß überhaupt niemals Frauen erkranken, völlig befriedigend.

Daß der Letalfaktor beim Konduktor nicht tödlich wirkt, käme dann daher, daß das kranke rezessive Gen von dem gesunden andern Gen überdeckt wird.

Beim hämophilen Mann könnte man einwenden, daß derselbe durch seinen hämophilen Letalfaktor existenzunfähig sein müßte, da ja bei ihm das überdeckende, zweite, gesunde X-Chromosom fehlt, so daß den Letalfaktor also nichts an seiner Manifestation hindern könnte.

Dieser Einwand ist nicht stichhaltig, denn tatsächlich hat ja der hämophile Mann dank seines Hämophiliefaktors sein Leben lang die Neigung zu tödlichen Blutungen, der Hämophiliefaktor wird sofort auch bei ihm als Letalfaktor manifest in dem Moment, wo eine sonst harmlose Verletzung seinen Körper trifft. Sobald also die erste Anforderung an die gesamte Erbfaktorenkombination „Blutgerinnung“ gestellt wird, wird der pathologische Blutgerinnungsfaktor Hämophilie zur unmittelbaren Todesursache. Das Gen Hämophilie kann somit als Letalfaktor und seine Vererbung als die eines geschlechtsgebunden-rezessiven Letalfaktors angesehen werden.

Hier ist nun der Punkt, an dem sich Genetik und klinische Forschung die Hände zu reichen vermögen.

Denn ebenso, wie nach den Postulaten der Genetik, die ja jeder Zelle die ganze bei der Befruchtung entstandene Chromosomenkombination zuerteilt, das Gen Hämophilie in allen Zellen des Organismus gesucht werden muß, so ist auch die klinische Hämophilieforschung schon früher auf ganz andern Wegen gleichfalls zu der Überzeugung gekommen, daß der der Hämophilie zugrunde liegende „chemisch-fermentative Defekt“ in sämtlichen Zellen des hämophilen Organismus gesucht werden müsse.

Das Gen Hämophilie der Genetik und das Wesen des hämophilen „Protoplasma-defektes“ der pathologischen Physiologie sind also nichts anderes, als dasselbe Ding nur in zwei verschiedenen Sprachen ausgedrückt und von zwei verschiedenen Standpunkten aus betrachtet.

Es ist das Verdienst von Sahli, uns im Jahr 1905 zum ersten Mal einen tieferen Einblick in das Wesen des Hämophiliefaktors eröffnet zu haben. Hatte man früher als Ursache der Hämophilie an besondere Zer-

reißlichkeit der Gefäße, enge Aorta, pathologische Blutbeschaffenheit, infektiöse Momente und ähnliches gedacht, so fand Sahli morphologisch das Blut des Hämophilen völlig normal; als Ursache für das Ausbleiben der normalen Blutgerinnung fand er dagegen einen Mangel an Thrombokinase, die aus dem vorhandenen Thrombogen genügend viel und genügend schnell Fibrinferment zu erzielen vermöchte. Ein ganz bestimmtes Ferment also ist es, das bei seinem Mangel das Wesen des Gens Hämophilie ausmacht.

Wir können also bei der Hämophilie nicht nur sagen, daß ihr scheinbar spontanes Auftreten einer Mutation irgend eines unbekannten Gens entspricht, sondern wir können über die Natur des dem Hämophilie-Gen homologen, normalen Gens etwas ganz Bestimmtes aussagen, nämlich daß es die Thrombokinase selbst oder mindestens deren Vorstufe sein muß. Denn ist das Wesen der Hämophilie der Mangel an Thrombokinase, so kann ihm normal nur das Vorhandensein von Thrombokinase entsprechen.

Nun ist aber klinisch der Thrombokinasemangel nie ein vollkommener, Thrombokinase ist stets, auch beim Hämophilen vorhanden, immer aber nur in quantitativ und zeitlich völlig unzureichendem Maße.

Natürlich verweist uns die Natur des Gens Hämophilie auf dem Wege der Analogie für die menschliche Pathologie noch auf andere Beispiele ähnlicher funktioneller „Defekte des ganzen Protoplasmas“ des Körpers wie bei der Hämophilie, deren Gene als Defektmutationen von Grundfunktionen des Organismus gleichfalls einer Analyse hinsichtlich der Natur des betr. Gens zugänglich sein dürften.

Das Prinzipielle an dem Beispiel der Hämophilie liegt wohl daran, daß wir es hier mit einer Mutation ausgesprochen funktioneller Natur zu tun haben. Denn können wir an sich schon über die Natur der Gene Auskunft wohl nur von den Mutationen erwarten, so hier vor allem von den funktionellen Mutationen, da ja von ihnen aus die notwendige Brücke zu den chemisch-physikalischen Disziplinen noch am ehesten zu schlagen ist.

Vielleicht ist hier auch zugleich ein Punkt gegeben, wo die klinische Medizin der Genetik zu Hilfe kommen kann, sind ja gerade die funktionellen Zustände beim gesunden und kranken Menschen auf ihre chemisch-physikalische Natur noch am besten erforscht.

Jedenfalls stellen die Beobachtungen über die Hämophilie eine ganz unabhängig vom Mendelismus gewonnene Bestätigung der Goldschmidtschen Anschauungen über die Bedeutung der Quantität und des zeitlichen Ablaufes bei der Genwirkung dar.

(Die ausführliche Arbeit wird in der D. Zeitschr. f. Chir. Bd. 176 erscheinen).

Diskussion: Herr Renner-Jena und der Vortragende.

Herr J. Krizenecký-Brünn¹⁾: Beziehung der Variabilität der Körpergröße zu den Assimilationsverhältnissen und die spezifische Veränderung dieser Variabilität.

Messungen an Kaulquappen von *Rana fusca* in verschiedenen Intervallen ergaben, daß die Variabilität der Körpergröße bei den Froschlarven während ihrer Entwicklung und Wachstum zunimmt.

Ist diese Variabilitätszunahme eine Funktion der Körpergröße oder des Alters resp. hängt dieselbe mit diesen Faktoren überhaupt zusammen?

Wurden die Kaulquappen unter normaler Fütterung im Wasser gehalten, in welchem organische Nährstoffe aufgelöst waren, so war ihr Wachstum mächtig gesteigert (Körperlänge, Lebendgewicht, Trockensubstanz). Sollte die Variabilitätszunahme eine Funktion der Körpergröße sein, dann müßte sie bei diesen Kaulquappen eine der größeren Körperlänge entsprechend stärkere sein. Dies war aber nicht der Fall, sondern die Variabilitätszunahme war hier im Gegenteil stark gehemmt. Steigerung der Assimilation hemmt also die normale Zunahme in der Körpergrößevariabilität.

Ähnlich gehemmt war diese Variabilitätszunahme auch bei Kaulquappen, die in Lösungen von organischen Nährstoffen ohne jede Fütterung gehalten wurden. Entsprechend der Pütterschen Lehre von der Ernährung der Wassertiere, sind diese Kaulquappen gewachsen; aber dieses Wachstum war schwächer als bei normal gefütterten Kaulquappen. Die Depression des Wachstums weist auf ungünstige Assimilationsverhältnisse hin, welche wieder eine Hemmung der Zunahme der Körpergrößevariabilität zur Folge hatten.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß die Variabilität der Körpergröße eine Funktion der Assimilationsverhältnisse ist und zwar auch in quantitativer Hinsicht: zu ihrer Entstehung ist ein gewisser Grad der Assimilationsintensität notwendig: wird aber die Assimilation über diesen Grad (bei welchem normales Wachstum stattfindet) gesteigert, dann tritt wieder eine sekundäre Hemmung derselben ein.

Dieser Zusammenhang der Variabilität mit dem Grad der Assimilation kann aber gelöst werden.

Mittels eines Präparats, das aus Weizen- und Kornkeimlingen hergestellt und im Wasser aufgelöst wurde, weiter mittels Fütterung mit pulverisierten Weizenkeimlingen, sowie auch mittels Fütterung mit pulverisierten Nebennieren oder Zugabe von Adrenalin in das Wasser, gelang es eine ziemlich starke Vergrößerung der Körpergrößevariabilität hervorzurufen. Dabei war diese Vergrößerung bei Anwendung des Präparates aus Keimlingen und bei Verfütterung der pulverisierten Keimlinge mit einer

¹⁾ Aus dem Mährischen Zootechnischen Landesversuchsinstitut, Sektion für Züchtungsbiologie, Publikation des Institutes Nr. 4 (Auszug).

Depression des Körperwachstums, bei Verfütterung der Nebennierensubstanz oder Anwendung des Adrenalins mit Steigerung des Wachstums verknüpft.

Hier tritt ein neuer Faktor ins Spiel, welcher unabhängig von der allgemeinen Wachstums- resp. Assimilationsintensität die Variationsbreite der Körpergröße spezifisch beeinflusst und das Zustandekommen dieser Variabilität unabhängig von dem Grad der Assimilation macht.

Die Ähnlichkeit der Wirkung der Keimlingensubstanz und des Keimlingenpräparates auf einer Seite und des Adrenalin und der Nebennierensubstanz auf der anderen folgt daraus, daß Weizenkeimlinge einen Stoff enthalten, der biochemisch dem Adrenalin nahe steht (eines von den sogen. „biogenen Aminen“ Guggenheims).

Bei dieser spezifischen Steigerung der Körpergrößevariabilität ist folgendes von allgemein-biologischer Bedeutung.

Die Vergrößerung der Körpergrößenvariabilität manifestierte sich dadurch, daß in den Versuchskulturen Tiere auftraten, die auf der einen Seite kleiner, auf der anderen größer waren als die kleinsten resp. die größten in den Kontrollkulturen. Auf das Wachstum eines Teiles der Kaulquappen haben also die spezifisch wirkenden Stoffe (Adrenalin bzw. eines von den ihm ähnlichen biogenen Aminen) stark stimulant gewirkt, während sich die übrigen stark depressiv wirkend gezeigt haben, außerdem gab es eine Gruppe von Tieren, auf welche diese Stoffe überhaupt keine Wirkung ausübten. Die Vergrößerung der Variabilität setzt also Verschiedenheiten in den Reaktionsfähigkeiten in Bezug auf Adrenalin und ähnliche Stoffe voraus.

Da die Körpergröße gewiß von selektiver Bedeutung sein kann, sehen wir hier einen Fall, in welchem vorübergehende Wirkung spezifischer Faktoren einen Selektionsvorgang hervorgerufen hat, welcher die innere Konstitution der Art veränderte, ohne daß sich aber diese Veränderung unter normalen Verhältnissen (d. h. ohne Wirkung der spezifischen Faktoren) manifestiert hätte. Sie besteht in der Veränderung der die Population auszeichnenden Reaktionsfähigkeiten, es werden nämlich entweder diejenigen Individuen eliminiert, die auf jene Faktoren durch Depression des Wachstums reagieren, oder diejenigen, die darauf durch Stimulation desselben reagieren). Dies kann für die Art nur die eine Folge haben, daß sie nämlich für eine spätere Wirkung jener spezifischen Faktoren schon anders eingestellt ist als früher.

Dieser Vorgang setzt selbstverständlich voraus, daß die einzelnen Varianten des endokrinen Systems, die hier verschiedene Reaktionsnormen für die Wirkung des Adrenalins und ähnlicher Stoffe bedeuten, erblich sind, was freilich erst weitere Versuche zeigen müßten. Sollte dies aber der Fall sein, dann hätten wir es hier mit einer Tatsache zu tun, die mir besonders vom Standpunkte der medizinischen Konstitutionslehre von großer Wichtigkeit zu sein scheint.

Herr H. Reichel-Wien: **Zur Methodik der Stammbaumbeschreibung.**
(Manuskript nicht eingegangen).

Herr Schlesinger-Wien: **Variabilität und Artbildung im Gattungskreise Mastodon.**
(Manuskript nicht eingegangen).

Herr A. Brožek-Prag: **Hauptresultate der Kreuzungsexperimente mit Mimulus.**

Im Laufe 11-jähriger Arbeit habe ich bei fortlaufender Autogamie der Blüten eine ganze Reihe reiner Linien herausgezüchtet, die sämtlich bestimmte, beständige Charakteristika in der Zeichnung der Blüte und anderer morphologischen Merkmale aufwiesen. Die Verschiedenartigkeit unserer Linien, ihre Entstehung und gesetzmäßige Vererbung ihrer Merkmale geben uns auch in den vorliegenden Versuchen sehr interessante Beispiele, besonders zur Beleuchtung der Frage nach der Entstehung der Arten. Drei Hybride der Pflanzensektion. *Eumimulus* Gray, und zwar *M. quinquevulnerus rubinus*, *tigrinus variegatus* und *tigrinoides* wurden die Mutterpflanzen meiner sämtlichen reinen Linien, die ich zu nachfolgenden Kreuzungsversuchen verwendet habe.

Eine Reihe unserer Versuche aus den Jahren 1911—17 betrifft die Vererbung der Zeichnung bei den Blüten der Varietäten *q. rubinus* und *q. speciosus* von derselben Spezies. Bei *rubinus* finden sich die Farbflecke über die ganzen Petale verbreitet, wogegen sie bei *speciosus* die Hälfte der Fläche einnehmen. Sie sind beiderseitig, einheitlich und glatt abgegrenzt. Beide Linien wurden durch Auswahl von Homozygoten aus einer einzigen F_2 -Generation aus 1912 herausgezüchtet und ergaben erst vom Jahre 1917 an Linien mit dunkelgelben Blüten und rotbraunen Petalen, anderseits Linien mit elfenbein bis weißgelben Blüten und magentaroten Petalenflecken. Die Zeichnung *rubinus* ist gegenüber derjenigen von *speciosus* ein durchwegs dominantes Merkmal, das in F_2 in zwei Phänotypen im Verhältnisse 3 *rubinus* : 1 *speciosus* spaltet. Reziproke Kreuzung ergibt in F_1 -Generation dieselben Pflanzen. Bei reziproker Rückkreuzung der F_1 -Pflanze mit der *rubinus*-Rasse erhalten wir 100% von *rubinus*-Phänotypen, während die reziproke Rückkreuzung einer F_1 -Pflanze mit der *speciosus*-Rasse eine Generation gibt, in der *rubinus* und *speciosus* zu je 50% vertreten sind. (Die gesamte Zahl der F_2 -Individuen war aber eine ziemlich große, ca. 1660 Individuen).

Eine zweite Reihe unserer Versuche befaßte sich mit den Vererbungsverhältnissen bei den Blüten der Varietäten *tigrinus luteus* und *t. variegatus*, also wieder Varietäten einer anderen Spezies. *Luteus* hat Blüten ohne Zeichnung, wogegen *variegatus* die Petale mit grobgeklappten Farbflecken hat. Diese beiden Linien entstanden aus einer F_2 -Generation im Jahre 1912 durch Autogamie, und zwar die eine aus einer Pflanze mit rein gelben

Blüten, die andere aus einer mit stark gefleckten Blüten. Die reziproke Kreuzung von *luteus* mit *variegatus* ergab einen intermediären Hybrid, mit kleineren Flecken als bei der *variegatus*-Linie. Die *tigrinus*-Flecke sind auch, wie bei *quinquevittatus*-Rassen, auf beiden Seiten der Petale sichtbar und ihre Grenzen sind immer stark gelappt. Die F_2 -Pflanzen wurden bisher nicht beobachtet.

Die Versuche aus dem Jahre 1914—16 hatten zur Aufgabe die Resultate der Kreuzungen zwischen zwei Spezies, und zwar *rubinus* und *luteus* zu untersuchen. Die reziproke Kreuzung ergab in F_1 identische Pflanzen mit weniger gelappten Flecken als bei der *tigrinus* *variegatus*-Rasse, zugleich Flecken, die wieder auf beiden Seiten der Petale sichtbar sind. Die F_2 -Generation, durch Autogamie der F_1 -Pflanzen entstanden, hatte verschiedene mehr oder weniger gefleckte Pflanzen und außerdem noch Pflanzen mit ganz gelben Blüten und solche mit maximaler Fleckung. Wenn wir zur Analyse unserer Resultate die F_3 -Generation zum Vergleiche heranziehen, so finden wir bei der F_2 -Generation 17—18% Homozygoten, die sich in bezug auf die Fleckung verschieden verhalten: es finden sich nämlich darunter Pflanzen mit ganz gelben Blüten, Pflanzen mit mehr oder weniger gefleckten Blüten, und endlich mit solchen Blüten, deren Petale fast die *rubinus*-Zeichnung haben. Dies führt uns zur Annahme, daß diese Zeichnungsvariabilität durch zwei, höchstens drei Paar Vererbungsfaktoren im Sinne der Polymerie verursacht ist. Durch reziproke Rückkreuzung von F_1 mit dem Typus *rubinus* entstand eine Generation mit asymmetrischer Variabilität, deren Durchschnitt am nächsten der *rubinus*-Zeichnung steht. Eine weitere reziproke Rückkreuzung von F_1 mit der *luteus*-Rasse ergab eine Generation, deren Variabilität sich durchschnittlich der Form *luteus* näherte.

Die gegenseitige Kreuzung von *luteus* und *speciosus* brachte in den Jahren 1915—1917 wiederum eine intermediäre F_1 -Generation, deren Flecke jedoch kleiner waren, als bei den Blüten der Hybriden der vorigen Versuche. Die Generation F_2 hatte eine ganze Reihe von Varianten mit verschiedenartiger Fleckung, von Blüten mit ganz gelben Petalen angefangen bis zu Blüten, die so stark gefleckt waren, wie die Rasse *speciosus*. Bei der reziproken Rückkreuzung von F_1 und der Rasse *speciosus* haben wir in der Nachkommenschaft eine Variabilität erhalten, deren Durchschnitt nach der Seite von *speciosus* verschoben war, wogegen die weitere Rückkreuzung von F_1 mit der Rasse *luteus* einen Durchschnitt aufwies, der wiederum nach der Seite *luteus* verschoben war.

Die reziproke Kreuzung von *speciosus* mit *variegatus* und von *rubinus* mit *variegatus* ergab F_1 -Hybriden, die phänotypisch einerseits der *speciosus*-Rasse, anderseits der *rubinus*-Rasse ähnlich waren, wobei jedoch diese Pflanzen in der F_2 -Generation bereits intermediäre Spaltung aufwiesen.

In den Jahren 1916—1920 wurden außerdem noch andere Versuche angestellt. Es handelte sich bei dieser Versuchsanordnung um Kreuzung von Pflanzen der Rasse *rubinus* mit einfachen Blüten mit der Rasse *tigrinoides* mit vollen Blüten. Bei der *tigrinoides*-Rasse wird die volle Blüte durch petaloide Emergenzen gebildet, die zwischen den Staubgefäßen stehen. Die Anzahl dieser Fortsätze und ihre Form variiert sehr, von ganz kleinen Erhebungen bis zu groben petaloïden Gebilden. Bei solchen Pflanzen, deren sämtliche Blüten diese petaloïden Gebilde tragen, die die Staubgefäße überragen und voll verdecken, ist eine Befruchtung durch Insekten gänzlich ausgeschlossen, so daß solche Pflanzen nur künstlich befruchtet werden können. Haben wir jedoch Pflanzen, bei denen sich neben diesen vollen Blüten auch solche mit schwach entwickelten petaloïden Gebilden oder gar ohne diese vorfinden, so ist selbstverständlich eine Befruchtung auf natürlichem Wege auch möglich. Die ersten Pflanzen mit einer schwachen Andeutung von vollen Blüten wurden im Jahre 1913 in einer aus einer einzigen Pflanze stammenden Generation (wahrscheinlich einer F_1 -Generation) mit bloß einfachen Blüten vorgefunden, und aus diesen ersten Varianten wurden durch sukzessive Selektion erst im Jahre 1917 — also nach vier Jahren — Pflanzen herausgezüchtet, die sämtlich volle Blüten hatten, und auch nicht mehr natürlich befruchtungsfähig waren. Die Kreuzung der Rasse *rubinus* und der Rasse *tigrinoides* mit vollen Blüten gibt einen Hybriden mit einfachen Blüten und mit Mosaik-Zeichnung. Diese Mosaik der Blüten-Petale besteht aus zwei Komponenten, nämlich der Macula vom Typus *rubinus* auf beiden Seiten und der Komponente *tigrinoides*, die nur auf der Innenfläche der Petale sichtbar ist. Beide Komponenten variieren stark in den Blüten einer und derselben Pflanze. Dieser Mosaikhybrid führt nun den Namen *M. tigrinoides* varietas Paulina, und ist fast identisch mit einer hybriden Pflanze, die Vilmorin im Jahre 1863 beschrieben und abgebildet hat. In der F_1 -Generation dieses Hybrides finden wir unter 16 Pflanzen 15 mit einfachen Blüten und eine Pflanze, deren Blüten in verschieden starkem Grade die petaloïden Emergenzen (sog. Paracorolla) tragen. Die Untersuchung der Pflanzen der F_1 -Generation an der Hand der Resultate der F_2 -Generation zeigt uns, daß wir hier zwei Faktoren vor uns haben, von denen einer allein schon genügt, um die volle Blüte zu unterdrücken. Diese zwei Faktoren stammen, wie die Untersuchung der Züchtungsergebnisse ergibt, aus der Rasse *rubinus*. Die sukzessive Heranzüchtung von Pflanzen mit vollen Blüten aus Pflanzen mit einfachen Blüten rechtfertigt die Annahme, daß diese Paracorolla, die eben die volle Blüte verursacht, von mehreren gleichsinnigen Faktoren beherrscht wird, die sämtlich durch diese zwei eben erwähnten, von der *rubinus*-Rasse herstammenden Faktoren unterdrückt werden können. Diese Rasse mit vollen Blüten (*Floropletho-Rasse*) kann meiner Meinung nach als Kreuzungsmutation angesehen werden.

die dadurch entstanden ist, daß im Laufe der Faktorenkombinierung während der Kreuzung die der *rubinus*-Rasse angehörenden zwei Faktoren ausgefallen sind. Die *Flore-pleno*-Rasse kann sich bei der Kreuzung mit einfachen Rassen unter natürlichen Umständen nicht halten, und tritt nur selten, zugleich aber periodisch auf, als Folge mechanischer Kombination der erwähnten Mendelschen Faktoren.

Außer diesen Versuchen wurde noch der Vererbungsmodus der pelorischen, terminalen Blüte der Rasse *tigrinus variegatus* untersucht. Die ersten pelorischen Individuen wurden im Jahre 1914 in einer Linie *t. variegatus* gefunden, die zugleich in bezug auf pelorische Blüten wahrscheinlich eine spaltende Generation war. Durch sukzessive Selektion gelang es uns erst mit dem Jahre 1918 eine reine Linie mit pelorischen Blüten heranzuzüchten. Die Pflanzen dieser Linie haben die pelorischen Blüten stets am terminalen Ende von Haupt- und Nebentrieben, dagegen die Seitenblüten sind bei ihnen stets zygomorphisch und bilden mit den pelorischen Blüten verschieden stark ausgebildete Verwachsungen. In den Jahren 1918—1920 wurde diese pelorisch blühende Rasse mit der *rubinus*-Rasse ohne Pelorie gekreuzt und gefunden, daß die Pelorie und die Verwachsungen aller Grade ganz und gar ein dominantes Merkmal vorstellen. Die F_2 -Generation wurde in dieser Hinsicht noch nicht untersucht (aber die Versuche sind im Gange).

Im Laufe der Jahre haben wir bei unseren Versuchen auch einmal Gelegenheit gehabt, einen Fall von nicht mendelistischer Vererbung zu beobachten. Im Jahre 1914 haben wir unter den Rassen *speciosus* und *rubinus*, die beide eine vollständig grünblättrige Sippe darstellten, auf einmal ganz vereinzelte Individuen vorgefunden (0,8% in einer *rubinus*- und 0,7% in einer *speciosus*-Linie, 1,1% in einer F_1 -Generation der Kreuzung *speciosus* \times *variegatus* und 3,8% in einer F_3 -Generation der Kreuzung *t. luteus* \times *q. rubinus*), deren Blätter Sektorial- und Mosaik-Panaschierung aufwiesen. Die Vererbungsversuche mit diesen panaschierten Individuen ergaben nachfolgende Hauptresultate: 1. Bei der Autogamie der Blüten, deren Kelch vollständig grün war, entstand immer eine Linie, die nicht panaschiert war, und 2. aus der Blüte mit verschieden stark panaschiertem Kelch entsprang immer eine verschieden stark panaschierte Nachkommenschaft. Dabei müssen wir jedoch ausdrücklich bemerken, daß diese Resultate nicht von der Panaschierung der ganzen Pflanze abhängig waren, sondern einzig und allein von der Panaschierung des Kelches, eventuell der Karpelle, und daß eine und dieselbe Pflanze mehrere panaschierte und nicht panaschierte Kelche tragen konnte. Bei der Kreuzung ist für die Panaschierung nur das als Mutterpflanze verwendete Individuum bestimmend, denn der Pollen hat diese Eigenschaft in unseren Versuchen niemals übertragen. Die panaschierten Pflanzen der F_1 -Generation vererben diese Panaschierung genau in derselben Weise wie die der reinen

Linie entnommenen Individuen. Der Grad der Panaschierung ist abhängig von der Stärke der Panaschierung, des Kelches, und deswegen entsteht auch aus Blüten mit ganz weißen Kelchen eine Nachkommenschaft, die vollständig weiß ist, und die auch infolge schlechter Assimilation gänzlich lebensunfähig ist. — Alle unsere Kreuzungsversuche wurden im Garten des Pflanzenphysiol. Instituts der Cech. Karl-Universität zu Prag ausgeführt.

Herr G. Lo Priore-Modena: Über die Vererbung teratologischer Mißbildungen.

Teratologische Mißbildungen werden in ihrer Nachkommenschaft nicht leicht fixiert. Im Gegensatz zu den normalen folgen sie den Mendelschen Gesetzen nicht, sondern gehorchen besonderen, noch genauer zu bestimmenden Regeln.

In meiner *Genetica sperimentale* (U. T. E. T., Torino 1920) habe ich Beispiele teratologischer Mißbildungen vorgeführt, deren Entstehung und Konstanz — infolge kultureller Versuche — bekannt geworden ist. Als Sprungvarianten oft entstanden, stellten sie sich später als vollkommen samenfest heraus. Es gilt auch von einigen Fasziationsfällen, die zuerst als Kuriosität betrachtet, den Gegenstand besonderer Kulturen später bildeten.

Die Selektion sowohl normaler als anormaler Formen hat für Mais — als eine der wichtigsten Nährpflanzen Italiens Bevölkerung — eine besondere wirtschaftliche Bedeutung, um die Ertragsfähigkeit zu erhöhen und frühreife, gegen Parasiten widerstandsfähige Sorten zu bekommen. Auch die Benutzung als Futter grüner Seitensprosse, Spindel und Nebenprodukte ist mit der Zeit immer größer geworden.

Im Jahre 1916 hatte ich Gelegenheit, in den Besitz einiger prächtig faszierten Maiskolben zu kommen, die nach den ersten Kunden einen mäßigen Fixitätsgrad schon zu besitzen schienen.

Im Jahre darauf (1917) ausgesät, wiederholten die Kolben die Anomalie in sehr ausgeprägter Weise und im Verhältnis von ca. 40% . Ein so hohes Prozent wies darauf hin, daß die zur Aussaat verwendeten Kolben schon in hohem Grad anormal waren.

Bei der zweiten Aussaat (1918) war ein höheres Prozent in der Erbllichkeit zu erwarten. Jedoch wurde die Ernte durch die außerordentliche Dürre jenes Sommers beeinträchtigt. Andererseits hätten Bewässerung und Düngung Resultate geliefert, die mit den normalen nicht ganz verglichen werden dürften. Das Verhältnis der Anomalie erreichte ca. 60% , was übrigens weitere Versuche bestätigten. Dies Resultat wäre gewiß nicht erreicht worden, wäre die Fasziation nicht vorher, d. h. schon vor der ersten von mir verfolgten Generation, fixiert worden.

Die Pflanzen zeigten sowohl in den vegetativen als auch in den reproduktiven Organen die reinen Merkmale ihrer Varietät. Jede von ihnen besaß zwei, selten drei typisch faszierte Kolben. Wenn drei vorhanden, war

die oberste entweder nur wenig fasziiert oder ganz normal. Dies Verhältnis erschien in den weiteren Kulturen mit großer Regelmäßigkeit, die wohl als konstant zu bezeichnen wäre.

In sämtlichen Versuchen wurde eine amerikanische, spätblühende Sorte, sog. „Pferdezahn“, um die Parzellen herum gesät, um als Filter zu dienen und die Folgen einer Fremdbestäubung zu vermeiden.

Diese Versuche mit demselben Material von anderer Seite fortgesetzt, führten zu einem tieferen Intensitätsgrad der Kolbenfasziation. Wenn man

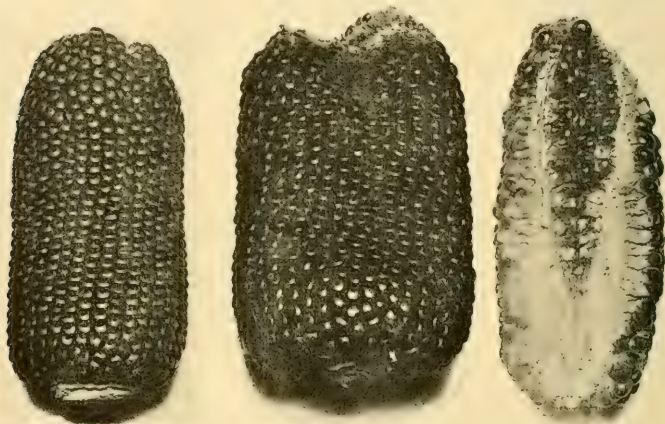


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 1. Verbänderter Maiskolben erster Generation

Fig. 2. Verbänderter Maiskolben dritter Generation.

Fig. 3. Halbierter Kolben, mit zwei Fruchtblächen, eine auswendige, normale, eine inwendige, fast trichterförmige, die sich nach oben allmählich erweitert, der allgemeineren Neigung verbänderter Gebilde folgend, sich scheitelwärts zu spalten.

in der Tat von der zweiten Generation ausgeht, so geht der Vererbungsgrad von 40 zu 60% über, ein Umstand, der wohl vermuten läßt, daß die Anomalie sich in den sukzessiven Generationen ausgebildet und einen größeren Fixitätsgrad erreicht hat. Es handelt sich also nicht um eine Sprungvariation, um einen Sport, sondern um eine hereditäre konstant gewordene Erscheinung.

Nach der Form sind die fasziierten Kolben wie aus zwei einzelnen, nebeneinander verwachsenen Kolben (kollaterale Verwachsung) gebildet, was längs der Verwachsungszone durch eine Mischung der Längszeilen ersichtlich

wird und zumal in eine Mosaik eigentümlicher Gestalt übergeht. Die Dimensionen sind annähernd die zweier verwachsener Kolben. Was das Gewicht anbetrifft, so übertrifft das der von mir in den letzten Generationen erhaltenen Kolben bedeutend jenes der ersteren. So war das mittlere Gewicht von vier Kolben in einigen Vorversuchen Prof. Todoros 99,7, rund 100 g, das von mir erhaltene 229 g, mit einem Minimum von 207 g und einem Maximum von 415 g.

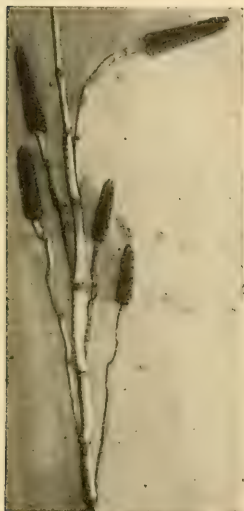


Fig. 4.

Fig. 4. Eine von vegetativen und Deckblättern befreite Hauptachse, deren Nebensprosse die Neigung zeigen, sich nicht in die Breite, sondern in die Länge zu entwickeln und erst, nachdem sie die 3—4malige Länge der Spindel erreicht haben, am Gipfel Kolben bilden.



Fig. 5.

Fig. 5. Verhungerte, androgyne, aus wenigen fertilen Körnern bestehende Ähren.

Was die vegetativen Merkmale der Pflanzen betrifft, so entsprechen sie im ganzen denen einer Zwerg-Maispflanze (Mais nano). In keiner erwies sich während der Vegetationsperiode die Tendenz, den Stengel zu faszieren oder gar zu tordieren, ebenso wenig andere Anomalien zu zeigen, wie z. B. Frondeszenz oder Vireszenz, die so oft bei Mais vorkommen.

Ganz normal erwiesen sich die männlichen Blütenschaften, während die weiblichen durch ihre ausgeprägte Dorsiventralität ausgezeichnet sind,

indem sich ihre Dorsalseite konvex nach außen hervorwölbt, die innere flach oder leicht rinnenförmig bleibt.

Die Erweiterung an der Basis der Ähre bringt oft mit sich, daß auch der Stengel an der Insertionsstelle sich ähnlich verhält. Abgesehen aber davon, gestaltet sich der Stengel oberhalb genannter Stelle ganz normal wieder aus. Das Verhältnis zwischen beiden Achsen (Stengel und Spindel), die auf dem Querschnitt nierenförmig erscheinen, beschränkt sich nur an der Insertionsstelle, ist also nur von morphotischem Wert.

Die Maispflanze zeigt bekanntlich die meisten Aberrationen in den vegetativen und Blütenorganen. Von dem Umstand abgesehen, daß diese Fähigkeit mit der schwankenden Zahl der Chromosomen in Zusammenhang stehen kann, hat die Zwitterigkeit eine große Bedeutung, denn bei Blüten, deren Pollensäcke auf dem Fruchtknoten sitzen (vgl. Fig. 6) ist eine Selbstbefruchtung unvermeidlich.

Andererseits kann die Bildung androgyner Blüten künstlich hervorgerufen werden. Die von *Zea Mays* var. *pseudoandrogyna* wurde von Blaringhem durch traumatische und chemische Einwirkungen erhalten, so daß der Verfasser der Meinung ist, es könnten derartige Wirkungen, wenn graduell und systematisch ausgeführt, zur Kenntnis der natürlichen Evolutionsfaktoren oder gar des Evolutionsmechanismus der Rassenbildungen beitragen.

Die gegen Brand gebeizte Maissaat bildet nach Jungelsohn androgyn Ähren, vegetative oder sexuelle Aberrationen, deren Intensität um so tiefer geht, je länger

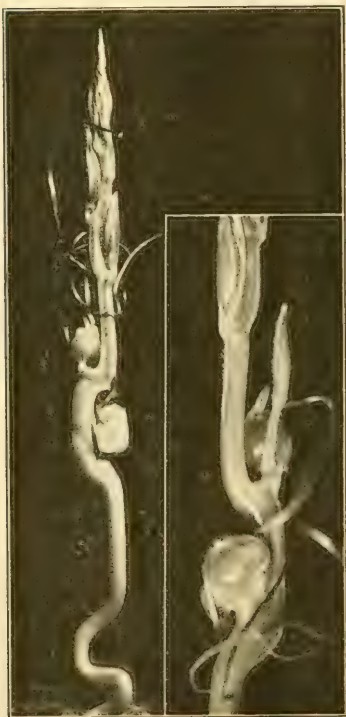


Fig. 6. Eine ebenfalls verhungerte androgyn, aus zwei fertilen basalen Körnern und zahlreichen endständigen männlichen Blüten bestehende Ähre. Rechts eine Vergrößerung des Basalteils, wobei das obere Korn vorn eine männliche Blüte und am Scheitel eine Anthere zeigt, die gerade auf demselben sitzt; eine zweite ist beim Photographieren heruntergefallen.

die Dauer der Immersion der Saat in den Kupferlösungen ist. Mir selbst ist es gelungen, durch Hunger dasselbe Resultat zu erreichen. Das zeigen die Figuren 5 und 6 sehr deutlich.

Die Forschung teratologischer Mißbildungen hat nicht nur für die Vererbungs-, sondern auch für die Abstammungslehre grobe Bedeutung. So habe ich an anderer Stelle darauf hingewiesen, daß die fasziierten Maiskolben als hereditäre Formen der *Euchlaena mexicana* aufgefaßt werden können. Es bleibt nun jetzt noch zu erörtern, ob der Hermaphroditismus nebst seinen Eigentümlichkeiten (vergl. Fig. 6) neue phylogenetische Beziehungen ans Licht bringt.

Eine Ausnahme scheinen Versuche zu machen, die, erst jetzt angemeldet, in den „Stazioni Sperimentali Agrarie Italiane“ später erscheinen werden. Dieselben gaben bei der ersten Generation die Anomalie vollständig, bei der zweiten in minder ausgiebigem Grade wieder, bis sie bei der dritten und folgenden vollständig aufhörte.

Das Verhalten würde demnach ein umgekehrtes sein und mit anderen bekannten Fällen nicht übereinstimmen.

Diskussion: Herr Roemer-Halle.

Damit war die Tagesordnung erledigt, und mit einigen Dankesworten für den regen Besuch schloß der Vorsitzende der Gesellschaft die Tagung.

Die Mehrzahl der Teilnehmer traf sich jedoch am folgenden Tage, Donnerstag, nochmals zu einigen gemeinsamen Veranstaltungen. Vermittags wurde unter Führung von Professor Dr. H. Przibram die Biologische Versuchsanstalt der Akademie der Wissenschaften im Prater besichtigt, am Nachmittag wurde Schönbrunn besucht.

Erwähnt sei noch, daß auch an den übrigen Tagen für gesellschaftliche Veranstaltungen reichlich gesorgt war. Der österreichische Bundespräsident, Herr Dr. M. Hainisch, hatte sämtliche Vortragenden am Dienstag Abend zum Tee eingeladen. Außerdem hatte er in lebenswürdigster Weise für die Zeit des Kongresses seine Logen in der Oper und im Burgtheater zur Verfügung gestellt. Zudem wurde eine größere Anzahl Plätze von den Wiener Theatern allabendlich für die Teilnehmer am Kongresse reserviert. Vor allem aber sei zum Schlusse noch allen denen gedankt, die trotz der Ungunst der Zeiten den Teilnehmern während der Tagung weitgehendste Gastfreundschaft gewährten und so wesentlich zu dem guten Verlauf der Tagung beitrugen. Möge die nächste Tagung in München in jeder Hinsicht ein ebenso voller Erfolg werden wie die Wiener Tagung!

Der Vorsitzende:
R. Wettstein.

Der Schriftführer:
H. Nachtshcim.

Neue Mitglieder.

Mitgliederzahl am 1. März 1923: 342.

- Adametz, Hofrat Prof. Dr. Leopold, Wien, Hochschule für Bodenkultur (vorgeschl. durch Kronacher und Nachtsheim).
- Ankel, Wulf E., cand. zool., Frankfurt a. M., Feyerleinstr. 10 (vorgeschl. durch zur Straßen und Cretschmar).
- Bondi, Dr. S., Privatdozent, Wien VIII, Lange Gasse 67 (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Bonnier, Dr. Gert, Stockholm (Schweden), Zootomiska Institutet (vorgeschl. durch Mohr und Nachtsheim).
- Brecher, Dr. Leonore, Assistentin, Wien II, Prater, Biologische Versuchsanstalt (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Bremer, Dr. Fritz, Assistenzarzt, Göttingen, Universitätsklinik für psychische und Nervenkrankheiten (vorgeschl. durch K. H. Bauer und Nachtsheim).
- Breuer, Dr. phil. et med. Rudolph, Wien. XVIII, Erndtgasse 29, II (vorgeschl. durch Joseph und Storch).
- Butz, Dr. Hans, Oberassistent am Tierzuchtinstitut der Tierärztlichen Hochschule, Hannover, Engelbosteler Damm 139, I (vorgeschl. durch Kronacher und Nachtsheim).
- Davenport, Professor Dr. Ch. B., Carnegie Institution of Washington, Department of Genetics, Cold Spring Harbor, Long Island, N.Y. (U.S.A.) vorgeschl. durch Baur und Nachtsheim).
- Egert, Dr. Friedrich, Wien. VI, Girardigasse 8 (vorgeschl. durch Joseph und Storch).
- Graßberger, Prof. Dr. R., Wien IX, Kinderhospitalgasse 15, Hygienisches Institut (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Gschwendtner, Leopold, Mitarbeiter am oberösterreichischen Landesmuseum, Linz, Hauptstr. 28 (vorgeschl. durch Prell und Storch).
- Harder, Prof. Dr. R., Tübingen, Botanisches Institut (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Herzfeld, Stephanie, Wien, III, Rennweg 14, Botanisches Institut (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Himmelbaur, Dr. Wolfgang, Privatdozent, Wien, II, Trunnerstr. 1, Landwirtschaftl. chemische Versuchsstation (vorgeschl. durch R. Wettstein und E. Tschermak).
- Honing, Prof. Dr. J. A., Wageningen (Holland), Ryksstraatweg 79, Laboratorium voor Erfelijkheidsleer (vorgeschl. durch Sirks und Nachtsheim).
- Horowitz, Dr. Emilie, Wien, VIII, Schönborngasse 10 (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Janowitz, Dr. Olga, Mittelschullehrerin, Wien, VIII, Sanettystr. 4 (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).

- Jesenko, Prof. Dr. Franz, Ljubljana (Jugoslavien), Univerza (vorgeschl. durch Baur und Schiemann).
- Johannsen, Prof. Dr. W., Kopenhagen (Dänemark), Pflanzenphysiologisches Institut der Universität (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Kleinhoonte, A., Konservat. am Botanischen Museum der Universität Utrecht (Holland), Willem Barentzstraat 69 (vorgeschl. durch Sirks und Nachtsheim).
- Kornfeld, Dr. Werner, Assistent, Wien, VIII, Hamerlingplatz 8 (vorgeschl. durch Joseph und Storch).
- Košanin, Prof. Dr. N., Belgrad (Serbien), „Jevremovac“-Jardin Botanique (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Linsbauer, Prof. Dr. Karl, Graz, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Lopriore, Prof. Dr. G., Modena (Italien), Staz. sperimentali Agrarie (vorgeschl. durch Baur und Nachtsheim).
- Mießner, Prof. Dr. H., Hannover, Hygienisches Institut der Tierärztlichen Hochschule (vorgeschl. durch Kronacher und Nachtsheim).
- Müller, Dr. Karl O., Berlin-Dahlem, Biologische Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft (vorgeschl. durch Baur und Nachtsheim).
- Müller, Dr. Lene, Bonn a. Rh. (vorgeschl. durch Nilsson-Ehle und E. Tschermak).
- Munerati, Prof. Dr. Ottavio, Direktor d. R. Stazione sperimentale di Bieticoltura, Rovigo (Italien) (vorgeschl. durch Baur und Nachtsheim).
- Nemeczek, Dr. Albin, Veterinäramtsdirektor der Stadt Wien, Purkersdorf bei Wien (vorgeschl. durch Storch und Nachtsheim).
- Neumayer, Dr. Hans, Assistent am Botanischen Institut, Wien, III, Rennweg 14 (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Neunzig, Rudolf, cand. zool., Berlin-Hermsdorf, Neue Bismarckstr. 42 (vorgeschl. durch Poll und Nachtsheim).
- van Oordt, Dr. G. J., Konservator am Zoologischen Laboratorium der Tierärztlichen Hochschule Utrecht (Holland) (vorgeschl. durch Witschi und Nachtsheim).
- Opawa, Fritz, Realschulprofessor, Wien XIX, Panzergasse 28 (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Pease, Dr. Michael, Cambridge (England), School of Agriculture (vorgeschl. durch Baur und Nachtsheim).
- Pösch, Dr. Hella, Assistentin am Anthropol. Institut, Wien, IX 3, Maximilianplatz 10 (vorgeschl. durch Lenz und Nachtsheim).
- Pregl, Basilius, Leiter des Landespflanzenbau-Inspektorates, Graz, Glockenspitalplatz 5, II (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Prell, Frau Dr. phil. Adrienne, Tübingen, Zoologisches Institut (vorgeschl. durch H. Prell und Nachtsheim).
- Rabl, Prof. Dr. Hans, Graz, Hilmteichstr. 7 (vorgeschl. durch Löhner und Nachtsheim).

- Rossi, Eduard, Pflanzenbauinspektor, Linz, Landeskulturrat (vorgeschl. durch Fruwirth und E. Tschermak).
- Schussnig, Dr. B. Wien, III., Rennweg 14, Botanisches Institut (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Segall, Dr. Wien, XX., Denigasse 11 (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Spinner, Dr. Julius, Wien, XIX., Grinzinger Allee 7 (vorgeschl. durch Storch und Nachtsheim).
- Taubert, Dr. Grete, Wien, XIX., Hardtgasse 7 (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Taufer, Prof. Dr. Joseph, Brünn (Tschechoslowakei), Hochschule für Bodenkultur (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Tjebbes, Dr. K., Huizen N. H. (Holland) (vorgeschl. durch Nilsson-Ehle und Nachtsheim).
- Trunner, Otto, Baumschulenbesitzer, Ybbs a. d. Donau (vorgeschl. durch Fruwirth und E. Tschermak).
- Ulmansky, Prof. Dr. S., Agram (Jugoslawien), Tvrnička (vorgeschl. durch E. Tschermak und Nachtsheim).
- Vogel, Hofrat Professor Dr., München, Institut für Tierzucht (vorgeschl. durch Kronacher und Nachtsheim).
- Wastl, Joseph, Demonstrator am Anthropologischen Institut, Wien, VIII., Lerchengasse 27 (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Wenninger, Dr. Joseph, Assistent am Anthropologischen Institut, Wien, XVIII., Scheibenberggasse 18 (vorgeschl. durch R. Wettstein und Nachtsheim).
- Winge, Prof. Dr. Ö., Kopenhagen (Dänemark), Kgl. Veterinär- og Landbohøjskole (vorgeschl. durch Baur und Nachtsheim).
- Zarnick, Prof. Dr. Boris, Agram (Jugoslawien), Institut für experimentelle Biologie (vorgeschl. durch Jollos und Nachtsheim).
- Ziegelmayr, W., Saarbrücken III, Hydrobiologische Station (vorgeschl. durch Arndt und Nachtsheim).
- Zweigelt, Dr. Fritz, Leiter der staatlichen Rebenzüchtungsstelle an der Bundeslehranstalt für Wein-, Obst- und Gartenbau, Klosterneuburg bei Wien (vorgeschl. durch Seeliger und Nachtsheim).

Mitgliedsbeitrag.

Leider ist die befürchtete weitere Entwertung der Mark eingetreten. Der Vorstand sieht sich deshalb gezwungen, von dem ihm durch die Mitgliederversammlung zugestandenen Recht der Erhöhung des Jahresbeitrages für 1923 Gebrauch zu machen. **Der Beitrag wird hiermit für die deutschen Mitglieder auf 500 Mark festgesetzt. Für das vergangene Jahr noch nicht bezahlte Beiträge sind in der Höhe des diesjährigen Beitrages zu**

entrichten. Für die österreichischen Mitglieder bleibt der auf der letzten Jahresversammlung festgesetzte Beitrag von 1000 Kronen für 1923 bestehen, ebenso für die ausländischen Mitglieder der bisherige Beitrag von 5 Schweizer Franken, mit Ausnahme der Angehörigen valutaschwacher Länder, die einen dem der deutschen Mitglieder entsprechenden Beitrag in ihrer Währung zahlen. Um baldige Einsendung des Beitrages an den Schriftführer (Postscheckkonto 117275 Berlin NW 7) wird gebeten. Die ausländischen Mitglieder senden ihre Beiträge am besten in schweizerischen Banknoten oder durch Scheck auf Schweizer Franken. Sollte eine weitere starke Entwertung der Mark eintreten, so muß sich der Vorstand die Erhebung einer Nachzahlung für 1923 vorbehalten.

Der Schriftführer:
Nachtsheim.

Dritte Jahresversammlung.

Die dritte Jahresversammlung der Gesellschaft findet vom 17.—19. September 1923 in München im neuen Anatomischen Institut der Universität statt. Es sind folgende Referate vorgesehen:

1. Professor Dr. H. Winkler-Hamburg, Über die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Vererbung.
2. Professor Dr. O. Renner-Jena, Vererbung bei Artbastarden.
3. Professor Dr. H. Spemann-Freiburg i. Br., Vererbung und Entwicklungsmechanik.

Um möglichst frühzeitige Anmeldung von Vorträgen an den Schriftführer (unter Angabe der Zeitdauer, und ob Mikroskope, Immersion, Projektionsapparat usw. benötigt werden) wird gebeten. Höchstdauer eines Vortrages 20 Minuten, letzter Termin zur Anmeldung 1. September 1923.

Referate.

Tischler, G. *Allgemeine Pflanzenkaryologie* (2. Band des Handbuchs der Pflanzenanatomie, herausgeg. von K. Linsbauer). 899 S. 406 Textfig. Berlin 1921/22. Gebrüder Borntraeger.

Mag man sich auch mit dem Titel, der die Abtrennung eines Tatsachenkomplexes vom Gesamtgebiet der Cytologie gerade zu einer Zeit vornimmt, in der die Verknüpfung dieses Tatsachengebietes, der „Karyologie“ mit andern Disziplinen der Biologie enger denn je geworden ist, nicht einverstanden erklären — der Inhalt des vorliegenden Werkes wird vielen hochwillkommen sein. Nicht nur der Botaniker, auch der Zoologe, der die allgemeinen Zusammenhänge in der Cytologie nicht aus dem Auge verlieren wollte, mußte bis in die jüngste Zeit eine zusammenfassende und ausführliche Darstellung der pflanzlichen Cytologie, die in ihrem Umfang über die üblichen Kapitel in verschiedenen Lehrbüchern hinausging, vermissen; und in letzter Zeit ist zu beiden auch noch der Erbllichkeitsforscher hinzugekommen. Eine solche Zusammenstellung ist vielleicht auch erst jetzt möglich geworden, denn ein Vergleich des Tatsachenmaterials, welches die botanische Cytologie der letzten zehn Jahre zutage gefördert hat, mit seinem zoologischen Widerpart zeigt ein deutliches Überwiegen des faktischen Fortschrittes auf botanischer Seite. Es ist gewiss kein Zufall, daß nach langer Pause ungefähr gleichzeitig mit dem Tischlerschen Werk noch zwei andere Darstellungen der botanischen Cytologie (A. Meyer und Sharp) erschienen sind, sondern es zeigt ganz deutlich, daß die zoologische Cytologie von der botanischen erst jetzt eingeholt worden ist.

Eine kurze Inhaltsangabe möge den Reichtum des mitgeteilten Tatsachenmaterials andeuten. Kapitel 1 behandelt die äußere Gestalt des Kerns und ihre aktiven wie passiven Veränderungen. Eine Tabelle über Kerngrößen im Pflanzenreich und ihre Unterschiede in den verschiedenen Organen derselben Pflanze beschließt diesen Abschnitt. Das 2. Kapitel gibt einen kurzen Überblick über das, was bis jetzt von der chemischen Organisation des Kerns bekannt ist, und diskutiert im besonderen die chemische Konstitution des Chromatins im Zusammenhang mit den diversen Theorien der histologischen Färbung, ohne über letztere zu einem endgültigen Schluß zu kommen. Im 3. Kapitel wird die Struktur des Ruhekerns behandelt, wobei der Reihe nach zuerst Chromatin und Kernsaft, Nukleolen, Eiweißkristalle und andere Kerneinschlüsse (hierzu eine Liste ihres Vorkommens) und schließlich die Kernmembran zur Sprache kommen; Verfasser sucht hier überall auch kolloidphysikalische Gesichtspunkte einzuflechten und diskutiert speziell die Frage nach der Bedeutung der Nukleolen. Kapitel 4 erörtert die Beziehungen zwischen Ruhekern und Cytoplasma: Kernplasmarelation, Stoffwechselbeziehungen (Oxy-

dasenproduktion usw.), Energidenlehre, Kernveränderungen bei Pilzinfektionen und Gallenbildung, Beziehungen zwischen Kerngröße und -gestalt und der Funktion der Zelle, Chromatinemission, Beziehungen zwischen Kern und Membranbildung. Ein besonderer Abschnitt dieses Kapitels ist den Beziehungen zwischen Kern und Plastiden, Blepharoplasten und Centrosomen gewidmet, in denen besonders eine Entstehung der Plastiden aus dem Kern nachdrücklich abgelehnt wird. Weiterhin werden die Verlagerungen des Ruhekerne innerhalb der Zelle in ihrem Zusammenhang mit ihren besonderen Funktionen (Wundreiz usw.), seine „Geo“- und „Phototaxis“ geschildert. Ferner kommen die Beziehungen zwischen Ruhekerne und Zellteilung (Zweiteilung, Vielzellbildung und endogene Zellbildung) und schließlich die Mehrkernigkeit der Zellen in ihren verschiedenen Variationen zur Darstellung. Kapitel 5, „die typische Kernteilung“, wird mit einer Darstellung der allgemeinen Physiologie der Mitose eingeleitet, wo unter anderm die Haberlandtsche Wundhormon- und die Speksche Quellungshypothese eingehend diskutiert werden. Der nächste Abschnitt schildert die Kernteilungen der Flagellaten, niederen Algen (ausgenommen Diatomeen und Peridineen), Saccharo- und Myxomyceten und gehört zu den schwächsten Stellen des Buches; abgesehen von dem vielfach noch äußerst dürftigen Beobachtungsmaterial, welches über diese Gruppen vorliegt, hat der Verfasser m. E. die Spreu nicht genügend vom Weizen zu sondern verstanden, so daß u. a., was im Hinblick auf die folgenden Kapitel von Belang ist, den Promitosen (Mitosen, die nicht nur in bezug auf Kernteilungsfigur, sondern auch auf Chromosomenausbildung primitiv sind) ein verhältnismäßig zu breiter Raum eingeräumt ist. Zwei weitere Abschnitte schildern die Mitose bei höheren Algen und Pilzen, sowie die aberranten Teilungstypen der Diatomeen und Peridineen. Der Hauptabschnitt bringt schließlich eine ausführliche, wenn auch nicht leicht lesbare Darstellung der Mitose bei den Cormophyten, an deren Schluß die Frage der Chromosomen-individualität bejahend beantwortet wird. Der folgende Abschnitt über die Mechanik der Mitose bringt zwar eine gewissenhafte Aufzählung der verschiedenen hierüber bekannten Theorien, kommt aber trotz der kolloidphysikalischen Gesichtspunkte, die manchmal in etwas naiv anmutender Weise in Anwendung gebracht werden, nicht nur zu keinen positiven Resultaten (die bei diesem Problem noch in weiter Ferne stehen), sondern enthält sich auch dort einer gründlichen Kritik, wo sie bereits heute mit ruhigem Gewissen Unhaltbares eliminieren könnte. Überhaupt muß man angesichts der Art, in der der Verfasser in manchmal allzu optimistischer Weise ein kolloidphysikalisches „Verständnis“ der Protoplasmadynamik propagiert, Bedenken hegen, wenn man sich einerseits die Wirkung einer solchen Darstellung auf einen breiteren Leserkreis klar macht und andererseits in Erwägung zieht, daß wir von einem Verstehen in dieser Richtung noch weit entfernt sind und bestenfalls von einem Ahnen reden können, was aber in Tischlers Buch, trotz seiner vorsichtigen Ausdrucksweise, nicht genügend hervortritt. So vermißt man den ausdrücklichen Hinweis darauf, daß selbst den elementarsten deskriptiven Feststellungen über Viskositätsgrad des Protoplasmas u. a. m. ungeheure Schwierigkeiten im Wege stehen. Das Kapitel schließt mit einer Darstellung der Beziehungen zwischen Kern- und Zellteilung.

Das 6. Kapitel, „die allotypen Kernteilungen“, leitet eine ausführliche Betrachtung der allgemeinen physiologischen Konstellationen ein, die den Reduktionsteilungen vorangehen: es kommt hier besonders die Frage der experimentell induzierten somatischen Reduktionsteilungen zur Sprache. Der nächste Abschnitt über die Reduktionsteilung bei den Thallophyten zeigt

noch deutlicher als das entsprechende Kapitel über die vegetative Mitose, wie gering das vorhandene Beobachtungsmaterial, selbst bei gut durchgearbeiteten Gruppen wie den Phaeophyceen ist. Es kann daher nicht wundernehmen, wenn der Verfasser über den Modus der Chromosomenkonjugation, ja selbst über den der Reduktion selbst, bei den einzelnen Gruppen nicht zu endgültigen Schlüssen kommen kann. Es folgt nunmehr eine didaktisch nicht sehr gelungene Darstellung der Reduktionsteilung bei höheren Pflanzen. Es folgen aufeinander: die Streitfrage ob Meta- oder Parasyndese, die Chiasmastypiehypothese (vor der Schilderung der deskriptiven Feststellungen) das Leptotänstadium, eine Erörterung der wahren Natur des Synapsisstadiums, die Diakinese und schließlich die Reifungsteilungen. Fügen wir hier noch hinzu, daß die gesamte Darstellung mit einer Fülle von Autornamen und Literaturzitaten durchsetzt ist und daß die oben angeführten Probleme nicht einmal, sondern an mehreren Stellen in die Schilderung der deskriptiven Tatsachen eingestreut diskutiert werden, so wird man zugeben, daß für einen cytologisch nicht eingearbeiteten Leser die Lektüre dieses Kapitels zu einer schweren und vielleicht nicht sehr fruchtbaren Arbeit wird. Ein weitgehendes Einbeziehen von zoologischen Beobachtungstatsachen, ja vielleicht sogar die Wiedergabe einiger instruktiver Bildserien (*Tomopteris*, *Phrynosetia* u. a.) wäre hier m. E. unbedingt nötig gewesen, obschon der Verf. im Vorwort die Beschränkung, die er sich in dieser Hinsicht auferlegt hat, mit Hinweis auf das botanische Hauptthema motiviert. Weit eher als in Kapitel 6 wäre die Befolgung dieses Prinzips im Nachtrag auf S. 733 am Platze gewesen, wo zu lesen ist: „Die besten zoologischen Beweise für eine tatsächlich vorhandene Chiasmastypie sind, soweit mir bekannt, von Gelei 1921 für *Dendrocoelum lacteum* erbracht worden. Die Ausführungen auf S. 131 und die Zeichnungen erscheinen hier so klar, daß der Chromomeren-austausch für diesen Fall gesichert sein dürfte.“ Ein optimistischer Anlauf, der in einem Handbuch von gewisser Tragweite und sachlich wohl kaum genügend fundiert ist. So wenig die Parallelkonjugation der Chromosomen durch bloßes Seriieren von Stadien ohne genaue Feststellung der Chromosomenzahl vor, während und nach der Synapsis bewiesen, sondern nur wahrscheinlich gemacht wurde, so wenig „sichert“ die Beobachtung, daß im Strepsinemstadium an manchen Überkreuzungsstellen der Chromosomen keine genaue Grenze zwischen den Konjugationspartnern festzustellen ist, den Austausch von Chromosomenstücken durch Chiasmastypie.

Das 7. Kapitel stellt zunächst alle Angaben über Beeinflussung des normalen Verlaufs der Mitose durch äußere Einflüsse und Bastardierung in übersichtlicher Weise zusammen und gehört zu den anregendsten des Buches. Ein zweiter Abschnitt ist der Beschreibung der Amitose und ihrer physiologischen Bedingtheit gewidmet, an dessen Schluß die physiologische Gleichwertigkeit zwischen Amitose und Mitose nachdrücklich abgelehnt wird. Das 8. Kapitel schildert, dem System folgend, die Kernverschmelzung in den einzelnen Pflanzengruppen und erörtert auch kurz die Frage nach der Übertragung von männlichem Cytoplasma durch den Pollenschlauch. Eine anschließende Erörterung der verschiedenen Sexualitätshypothesen erscheint in einer „Karyologie“ etwas unmotiviert. Den Schluß dieses Kapitels macht eine Darstellung der diversen aberranten Befruchtungstypen, die von Pädio- und Autogamie zu den vegetativen Kernverschmelzungen normaler wie anormaler Natur übergehen.

Das 9. Kapitel, „die Chromosomen und ihre Bedeutung für die Stammes- und Erblchkeitsforschung“ wird durch eine Erörterung

der Zahlenkonstanzfrage eingeleitet, an die sich eine ausführliche Liste sämtlicher bis 1921 bei Pflanzen festgestellter Chromosomenzahlen anschließt, bei deren Gebrauch der Verfasser jedoch selbst zur Vorsicht mahnt. Der nächste Abschnitt schildert zunächst die Abweichungen der Normalzahl der Chromosomen und ihren Zusammenhang mit Rassen und Artbildung, sowie ihre Wirkung auf den Organismus (Gigasformen usw.). Ein weiterer Abschnitt schildert Chromosomenform und -größe und ihre möglichen phänotypischen Konsequenzen. Es wird hier, besonders was die vergleichende Untersuchung dieser beiden Daten bei systematischen Gruppen und nahestehenden Rassen anbelangt, zum erstenmal ein ziemlich umfangreiches Material vorgelegt, welches zur Erweiterung und Vertiefung unserer Kenntnisse in dieser Richtung wohl mehr anregt, als die bereits jetzt daran geknüpften Spekulationen. Der Inhalt des nächsten Abschnittes „Chromosomen und Bastardspaltung“ hält mehr als der Titel verspricht: wir finden da neben der Aufzählung der bisher vorliegenden Beweise für eine Lokalisierung der Erbfaktoren der Chromosomen (unter denen wir einen der wichtigsten, nämlich die Analyse des non-disjunction-Falles bei *Drosophila* durch Bridges vermissen) und der Erörterung der Morganschen crossing-over-Hypothese Exkurse in die experimentelle und theoretische Erbllichkeitsforschung eingestreut, die, nicht gerade zum Vorteil einer klaren Darstellung, Probleme wie: chemische Natur und Wirkungsweise der Gene, plasmatische Vererbung, gegenseitige Störung disharmonischer Chromosomensätze und Entstehung von Mutationen in noch dazu vielfach aphoristische Weise behandeln. Um nur ein Beispiel herauszugreifen: Bei der Erörterung der Enzymnatur der Gene werden verschiedene rein spekulativ abgeleitete Hypothesen auf gleicher Stufe mit tatsächlich fundierten behandelt, wobei von den letzteren die von Goldschmidt derart summarisch mitgeteilt wird (S. 653, 661, 681), daß ein mit den Goldschmidtschen Abhandlungen nicht vertrauter Leser unmöglich einsehen kann, wieso G. zu der Vorstellung einer quantitativen Faktorenwirkung kommt: er wird vielmehr diese „schärfere Analyse des Begriffes Erbsubstanz“ ebenso auf Treu und Glauben hinnehmen müssen wie die Versicherung des Verfassers, daß „die mehr physiologische Betrachtung der Gene en marche“ ist.

Ein weiteres Kapitel schildert die Degeneration und Resorption des Zellkernes und das Schlußkapitel behandelt die vielumstrittene Frage nach der Kernlosigkeit der Bakterien und Cyanophyceen, kann aber begrifflicher Weise keine definitive Entscheidung treffen. In einem Nachtrag sucht der Verfasser seine Darstellung durch Aufnahme von Zitaten aus Arbeiten, die während des Druckes erschienen sind, zu vervollständigen. Nunmehr folgt ein sehr sorgfältig zusammengestelltes Literaturverzeichnis von 3416 Nummern und einige weitere Register. Fügen wir noch hinzu, daß der Text durch 406 Abbildungen, von denen eine Menge zum ersten Male einem weiteren Leserkreis in brauchbarer Weise zugänglich gemacht wird, illustriert und die Ausstattung des Buches in jeder Weise musterergütig ist, so glauben wir den Gesamthabitus des Buches genügend veranschaulicht zu haben.

Bei flüchtiger Lektüre des Buches steht man unter dem überwältigenden Eindruck der Fülle des vorgelegten Tatsachenmaterials, welches deutlich nur die Stellen hervortreten läßt, an denen es der notwendigsten Ergänzung bedarf. Bei eingehenderem Studium merkt man allerdings überall das ernsthafte Bestreben, dieses gigantische Material zu sichten und zu ordnen, ohne dabei der „communis opinio“ und dem eigenen Standpunkt Zugeständnisse zu machen. Diese strenge Objektivität und Gewissenhaftigkeit, deren Stempel dem ganzen Buch aufgeprägt ist, bringt es allerdings im Verein mit den

Dimensionen der verarbeiteten Materie mit sich, daß die Darstellung einen etwas homogenen Eindruck macht und dadurch den Wert des Buches für einen größeren Leserkreis beeinträchtigt. In einem Handbuch müßte m. E. nicht nur der Unterschied zwischen gesicherten und fragwürdigen Tatsachen scharf hervortreten, sondern es muß auch das Wesentliche eine stärkere Betonung gegenüber dem — wenn auch vielleicht nur vorläufig — Nebensächlichen erfahren. Bisher sind in dieser Besprechung nur die negativen Seiten des Tischlerschen Werkes vielleicht zu sehr in den Vordergrund gerückt worden. Wenn dem Lobe kein ebenso breiter Raum eingeräumt wurde, so soll damit nur zum Ausdruck kommen, daß das Buch seines nicht bedarf. Sein Wert als allgemein biologische Darstellung des gegenwärtig interessantesten Teilgebietes der modernen botanischen Cytologie ist indiskutabel.

Karl Bělař, Berlin-Dahlem.

Kostitch, A. *Action de l'alcool sur les cellules séminales* (Determination de la blastophthorie alcoolique expérimentale). Internat. Zeitschr. gegen den Alkoholismus I. 1922 S. 53—70.

Die Untersuchung bildet eine wertvolle Ergänzung derjenigen von Bertholet und Weichselbaum. Männliche weiße Ratten werden in steigender Dosis mit einer Alkohol-Fleisch-Brot-Paste (0,5—3,0 ccm abs. Alk. tägl.) gefüttert und zwischen dem 17. und 120. Alkoholfütterungstage getötet. Das wichtigste Ergebnis ist, daß die Samenzellen sich als außerordentlich alkohol-empfindlich erwiesen (im Gegensatz zum Syncytium Sertolini und dem Zwischengewebe, und empfindlicher als die Leberzellen), und daß es innerhalb der sich entwickelnden Samenzellen wiederum der Kern, der Träger der Erbanlagen, ist, der bereits im Beginn der Alkoholisierung schwer geschädigt wird. Es treten eine Fülle asymmetrischer Mitosen auf, die zu einer ungleichen Verteilung des Chromatins auf die beiden Tochterzellen führen. Dabei erhalten sich die Zellen entwicklungsfähig in der Mehrzahl der Fälle. K. glaubt in diesen Störungen der Kernteilung die histologische Erklärung für die erblichen Mängel des Alkoholikernachwuchses entdeckt zu haben. Man darf wohl danach vermuten, daß die bekannten Schädigungen der Alkoholikernachkommen z. T. wirklich erblich im strengen Sinne des Wortes und keine Dauermodifikationen sind. (Vergl. das Sammelreferat in Bd. 28. S. 75 dieser Zeitschr.)

Bluhm.

Einführung in die experimentelle Vererbungslehre

von Professor Dr. phil. et med. Erwin Baur. Fünfte und sechste neu bearbeitete Auflage mit 160 Textabbildungen und 8 farbigen Tafeln. Gebunden 12

Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts

von Professor Dr. C. Correns-Berlin und Prof. Dr. R. Goldschmidt. Erweiterte Fassung zweier Vorträge. Mit 55 z. T. farbigen Textabbildungen. Geheftet 4,5

Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts

nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen von Professor Dr. C. Correns. Mit 9 Textabbildungen. Geheftet 1,5

Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung

von Professor Dr. Richard Goldschmidt, Mitglied des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie. Mit zahlreichen Abbildungen. Geheftet 9

Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung,

ein Lehrbuch für Landwirte, Gärtner und Forstleute, von Professor Dr. Erwin Baur. Mit 6 Tafeln und 11 Textabbildungen. Gebunden 3

Die stoffliche Grundlage der Vererbung

von Th. H. Morgan, Professor der experimentellen Zoologie an der Columbia-Universität in New-York. Vom Verfasser autorisierte deutsche Ausgabe von Dr. Hans Nachtsheim, Privatdozent für Vererbungslehre an der Landwirtschaftlichen Hochschule Berlin. Mit 118 Abbildungen. Gebunden 11,25

Grundlagen einer Biodynamik

von Dr. Johannes Reinke, Professor an der Universität Kiel. Geheftet 6

Die vorstehenden Preisziffern sind die Grundzahlen, die durch Multiplikation mit der jeweils gültigen, vom Deutschen Buchhandel festgesetzten Schlüsselzahl — Anfang April 1923: 2500 — die Verkaufspreise ergeben. Grundzahlen für gebundene Bücher sind freibleibend.

Inhaltsverzeichnis von Bd. XXX Heft 4

Kleinere Mitteilungen

	Seite
Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft, Bericht über die zweite Jahresversammlung in Wien (25.—27. September 1922) — Mitgliedsbeitrag — Neue Mitglieder — Dritte Jahresversammlung	257—331

Referate

Kostitch, A., Action de l'alcool sur les cellules séminales (Bluhm)	336
Tischler, G., Allgemeine Pflanzenkaryologie (Bölat)	332

Titel und Inhaltsverzeichnis von Bd. XXX

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

BIBLIOTHECA GENETICA, hrsg. v. Professor Dr. E. Baur.

- Band I: Studien über die Mendelsche Vererbung der wichtigsten Rassenmerkmale der Karakulschafe bei Reinzucht und Kreuzung mit Rambouillets von Hofrat Professor Dr. L. Adametz. Mit 32 Abbild. auf 16 Tafeln. Geheftet 15,9
- Band II: Studien zum Domestikationsproblem. Untersuchungen am Hirn von Dr. Berthod Klatt. Privatdozent der Zoologie an der Hamburgischen Universität. Mit 2 Tafeln und vielen Textabbildungen. Geheftet 12
- Band III: Distribution of Sex Forms in the Phanerogamic von Cecil und Helene Yampolsky. Geheftet 4,2
- Band IV: Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus* von Erwin Baur. Unter der Presse
- Band V: Genetische Untersuchungen an Weizen von Birger Kajanus. Mit 6 Tafeln. Unter der Presse

Die vorstehenden Preisziffern sind die Grundzahlen, die durch Multiplikation mit der jeweils gültigen, vom Deutschen Buchhandel festgesetzten Schlüsselzahl — Anfang April 1923: 2500 — die Verkaufspreise ergeben. Grundzahlen für gebundene Bücher sind freibleibend.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

3 5185 00289 1800

